This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Digitized by Google

ACA
0150
.4

Bound 1938

HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY

Exchange

25562

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

CLASSE DES SCIENCES

MÉMOIRES

Digitized by Google

Digitized by Google

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

CLASSE DES SCIENCES

MÉMOIRES

COLLECTION IN-4°

DEUXIÈME SÉRIE

TOME I

BRUXELLES
HAYEZ, IMPRIMEUR DES ACADÉMIES

Décembre 1907

Digitized by Google

Digitized by Google

TABLE

DES

MÉMOIRES CONTENUS DANS LE TOME I^er^

DEUXIÈME SÉRIE.

1. Développement postembryonnaire et affinités des Phoronis; par MARC DE SELYS LONGCHAMPS (150 pages et 7 planches; *Médaille d'or* en 1903).

2. Sur la série de Lagrange et ses applications; par F. GOMES TEIXEIRA (29 pages).

3. Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden; par MAX HARTMANN, docteur en philosophie (128 pages et 4 planches).

4. Sur le mode de gisement et l'origine des roches métamorphiques de la région de Bastogne (Belgique); par X. STAINIER (162 pages, 45 figures et 3 planches).

5. Sur la généralisation de la fonction $\zeta(s)$ de Riemann; par J. BEAUPAIN (26 pages).

6. Sur la fonction gamma double; par J. BEAUPAIN (25 pages).

Digitized by Google

9762
9-11

Digitized by Google

25.562

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

CLASSE DES SCIENCES

MÉMOIRES

COLLECTION IN-4°, TOME I.

FASCICULE I.°

de SELYS LONGCHAMPS (Marc). — Développement postembryonnaire et affinités des Phoronis (*Médaille d'or* en 1903; 150 pages, 7 planches).

BRUXELLES

HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE

Rue de Louvain, 112

—

1904

Digitized by Google

Digitized by Google

JUL 21 1905

DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

ET

AFFINITÉS DES PHORONIS

PAR

Marc de SELYS LONGCHAMPS

Avec 7 planches

« L'observateur, dans la science, est toujours juché sur les épaules de son prédécesseur, et voit forcément plus loin que lui. Que ferait-il si cet appui étranger venait à lui manquer? Bien peu de chose..., etc. »

ED. CLAPARÈDE, *Les Ann. chétop. du golfe de Naples*, suppl., 1870.

(Couronné par la Classe des sciences, dans sa séance du 15 décembre 1903.)

Digitized by Google

SCIENCES NATURELLES.

DEUXIÈME QUESTION.

Mémoire en réponse à la question du programme de concours de 1903 :

On demande de nouvelles recherches sur l'organisation et le développement d'un PHORONIS, *en vue d'élucider les rapports existant entre les animaux de ce genre, les genres* RHABDOPLEURA *et* CEPHALODISCUS, *et le groupe des* ENTÉROPNEUSTES.

DEVISE : *Perseverando ac sperando.*

Digitized by Google

INTRODUCTION

Objet du Mémoire.

Le titre ci-dessus n'est exact qu'en ce sens qu'il indique les questions qui ont été traitées avec le plus de détails. L'auteur, ayant suivi par lui-même le *développement embryonnaire* chez plusieurs espèces, a pu se convaincre de l'inutilité qu'il y aurait à exposer *in extenso* ses observations à ce sujet, estimant qu'il suffira de relater les faits bien établis relativement aux premiers stades du développement, sur lesquels l'accord commence d'ailleurs à se faire. L'auteur a eu l'avantage de pouvoir suivre le développement de la larve pendant toute la durée de sa vie pélagique, et d'élucider un certain nombre de questions demeurées complètement obscures jusqu'à présent, relatives surtout à l'édification des cavités du corps de l'animal. Ce sont les modifications qui se produisent pendant la vie libre de l'Actinotroque que l'auteur exposera sous le titre de *développement postembryonnaire*. Il traitera ensuite de l'*anatomie de l'Actinotroque* complètement développée, puis de quelques points de la *métamorphose*. Enfin, il aura l'occasion, surtout à propos des jeunes Phoronis obtenus par la métamorphose de la larve, d'examiner certains points de l'*anatomie de l'adulte*. L'auteur, ayant eu l'occasion de vérifier par lui-même la plupart des faits établis sur cette

Digitized by Google

dernière question, se dispensera de traiter ce sujet en détail, et se bornera à la discussion des points mal éclaircis. Le mémoire se clôturera par une discussion des *affinités des Phoronis,* dans laquelle, ainsi que le demande la question posée par l'Académie, le groupe des *Archichorda* [Masterman (39)] sera soumis à une critique spéciale.

Remarque sur les noms « Phoronis » et « Actinotrocha ».

Tout récemment, Poche (54), s'avisant de ce que l'Actinotroque (*A. branchiata*) a été découverte dix ans plus tôt que la Phoronis (*Ph. hippocrepia*), a soutenu l'opinion, que le nom « Actinotrocha » devait seul subsister, tant pour l'adulte que pour la larve. Je ne discuterai pas cette manière de voir, et c'est uniquement afin d'éviter tout malentendu que je crois nécessaire de la signaler, tout en spécifiant que je ne crois pas devoir m'y rallier, et que, dans le cours de ce mémoire, le nom « Actinotrocha » sera appliqué uniquement aux larves, et celui de « Phoronis » aux adultes. La clarté n'y perdra certainement rien.

Matériel et méthodes.

Le développement embryonnaire a été suivi sur toute une série d'espèces : *Phoronis hippocrepia, Ph. Kowalevskyi, Ph. Sabatieri, Ph. psammophila* et *Ph. Mülleri* (1). Le développement postembryonnaire a été suivi chez *A. branchiata,* qui est la larve de *Ph. Mülleri* (1), et chez la larve de

(1) Il s'agit ici d'une espèce nouvellement décrite de la mer du Nord, pour laquelle j'ai (56) proposé ce nom, au cas où ce serait l'adulte d'*A. branchiata*, ce qui s'est vérifié. (Voir « Ueber Phoronis und Actinotrocha bei Helgoland » in *Wiss. Meeresunters.*, N. F., VI. Bd, Abt. Helgoland, 1903.)

Digitized by Google

Ph. Sabatieri, que je désignerai par la suite sous le nom d'*Actinotrocha Sabatieri*.

L'anatomie de l'Actinotroque a été étudiée chez les deux mêmes espèces, et c'est sur elles aussi que la métamorphose a pu être suivie.

L'anatomie de l'adulte a été contrôlée chez un grand nombre d'espèces.

Je ne saurais me dispenser de reconnaître ici l'assistance considérable que j'ai rencontrée de la part de différentes stations zoologiques, qui m'ont procuré d'abondants matériaux. C'est à elles que je dois d'avoir pu mener mes observations à bonne fin, et je leur adresse mes plus sincères remerciements. Plusieurs personnes m'ont aussi confié de précieux échantillons qui m'ont été d'un grand secours. A elles aussi toute ma gratitude.

En ce qui concerne les méthodes techniques, les fixateurs les plus divers ont été employés. Pour les stades embryonnaires, un liquide à base de sublimé et de chlorure de Pt a donné les meilleures coupes, après coloration à l'hémalun. Ce liquide s'est également montré excellent pour les stades pélagiques et pour les adultes.

Pour la confection des coupes d'Actinotroques, je me suis très bien trouvé de l'enchâssement double à la celloïdine et à la paraffine, présentant à la fois l'avantage de permettre plus facilement l'orientation de l'objet, et celui de donner de meilleurs résultats.

Je donnerai, dans l'explication des figures, l'indication de la fixation et de la coloration, quand cela pourra avoir de l'importance.

Observation relative aux figures.

Sur la plupart des figures, les détails histologiques ont été laissés de côté. C'est que les éléments cellulaires sont beaucoup trop petits, en même temps que les objets sont relativement grands, pour qu'il soit possible d'indiquer

Digitized by Google

les détails sur les figures d'ensemble. Seul, le mésoderme a pu, généralement, être indiqué avec exactitude sur ces figures. Quand cela a été possible, les détails ont été pris dans les mêmes coupes que les figures d'ensemble, mais il est arrivé souvent que les détails fussent particulièrement nets sur des coupes ne se prêtant pas aux figures d'ensemble. (Voir l'explication des figures).

*
* *

Note additionnelle.

La condition d'anonymat, imposée par le règlement du concours, m'a empêché d'indiquer, dans mon manuscrit, quelles sont les Stations zoologiques que j'ai visitées au cours de mes recherches. Désireux de réparer cette omission temporaire, je dirai que j'ai successivement séjourné à Cette (mars-mai 1902), à Helgoland (juin-août), à Wimereux (septembre) et à Naples (octobre 1902 à juin 1903). Et je me fais un devoir d'exprimer aux directeurs de ces établissements, MM. Sabatier et Calvet (Cette), Heincke (Helgoland), Giard (Wimereux) et Dohrn (Naples), mes plus sincères remerciements. Sans vouloir, ni pouvoir, établir de comparaison entre les dettes que j'ai contractées envers ces différents savants, je ne crois pourtant pas pouvoir me dispenser d'insister sur la libéralité de l'accueil que m'a fait M. le professeur Ant. Dohrn, qui m'a donné l'hospitalité, non seulement pendant la longue période que je viens d'indiquer, mais de nouveau cette année (mars-juin), alors que la table officielle belge était occupée par d'autres travailleurs.

Les matériaux recueillis à Naples ne m'ont pas servi pour le présent mémoire, attendu qu'ils doivent être la base d'une autre publication.

Juillet 1904.

Digitized by Google

DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

ET

AFFINITÉS DES PHORONIS

PARTIE DESCRIPTIVE

I. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

Segmentation.

Les dimensions de l'œuf varient quelque peu d'une espèce à l'autre. Chez *Ph. Kowalevskyi*, et il en est de même chez *Ph. hippocrepia* et *Ph. psammophila*, le diamètre de l'œuf est de 100 μ environ. En ce qui concerne *Ph. Sabatieri*, Roule (55) a indiqué pour les œufs de cette espèce une dimension de 300 à 400 μ, et, à en juger d'après sa figure 1, cette dimension atteindrait même 460 μ! Or, la dimension réelle de ces œufs, quand ils ne sont pas écrasés, dépasse de bien peu celle qui a été constatée chez les autres espèces : j'ai pu m'assurer qu'elle varie entre 100 et 120 μ, la première dimension étant la plus fréquente. D'autre part, ainsi que je l'ai (56) signalé, *Ph. Mülleri*, une espèce dont la ponte semble libre, possède des œufs notablement plus petits que les espèces jusqu'ici envisagées : j'ai indiqué pour ces œufs une dimension de 50 μ, et j'ai pu vérifier que cette dimension varie, en réalité, entre 50 et 60 μ. Les œufs de cette

Digitized by Google

espèce ont donc, approximativement, un diamètre moitié moindre que celui des autres espèces, ce qui représente un volume huit fois moindre.

Nous verrons que cette différence n'est pas sans influence sur la suite du développement.

La segmentation, totale, conduit par deux divisions méridionales, suivies d'une division équatoriale, à un stade 8, comportant 4 micromères et 4 macromères différant fort peu de taille. La segmentation est irrégulière, en ce sens que les différents blastomères ne se divisent pas simultanément, du moins dans la plupart des cas : au stade 2 succède souvent un stade 3, lequel est, à vrai dire, suivi d'un stade 4 bien symétrique. Entre le stade 4 et le stade 8 s'intercalent de nouveau des stades à 5, 6 ou 7 blastomères. Mais le stade 8 est, le plus souvent, encore d'une grande régularité. Chez *Ph. Sabatieri,* d'après Roule (55), les trois premières divisions seraient méridionales, et le stade 8 serait constitué par des blastomères fort inégaux et disposés en un seul plan, ce qui serait un stade caractéristique. En réalité, Roule (55) est ici dans l'erreur, et le stade 8 est identique, chez *Ph. Sabatieri,* à celui qu'on observe ailleurs, et produit de la même manière. Il est possible, ainsi que l'a suggéré Ikeda (23, p. 585), que Roule se soit trouvé en présence d'œufs non mûrs, et n'ait observé que des segmentations pathologiques; je ne suis, pour ma part, pas éloigné de croire que l'auteur aura étudié des œufs écrasés sous le couvre-objet, ce qui expliquerait à la fois l'erreur dans laquelle il est tombé relativement au volume de l'œuf, et la singularité des segmentations qu'il a observées.

Théoriquement, le stade 8 doit être suivi de stades à 16, 32, 64... blastomères, mais le défaut de simultanéité des divisions qui suivent le stade 8 a pour effet d'empêcher que ces stades soient reconnaissables.

Très tôt, les blastomères délimitent un étroit blastocèle, qui prend de l'extension en même temps que les segmentations se succèdent. La cavité de segmentation est bientôt complètement close et la couche de cellules qui la délimite se régularise de plus en plus, leur extrémité interne, au contact de la cavité, aussi bien que leur extrémité externe, s'aplanissant, ce qui nous conduit à une blastula régulièrement arrondie. Il n'existe pas de différence de taille appréciable entre la partie du blastoderme destinée

Digitized by Google

à s'invaginer pour donner l'endoderme, et la partie qui restera à l'extérieur. Cette différence ne s'accusera que plus tard, au début de la gastrulation.

Le blastocèle a une extension variable avec le volume de l'œuf, étant d'autant plus réduit que l'œuf était plus grand. Ainsi, chez *Ph. Kowalevskyi*, le diamètre de cette cavité dépasse à peine l'épaisseur du blastoderme, tandis que, chez *Ph. Mülleri*, son diamètre est égal à peu près à trois fois l'épaisseur du blastoderme (fig. 1). Cependant, chose curieuse, la dimension de la blastula, dans un cas comme dans l'autre, ne dépasse que fort peu celle de l'œuf. Peut-être faudrait-il en conclure que le plasma remplissant le blastocèle dérive, pour la plus grande partie, de la substance de l'œuf, et que l'embryon n'a, jusqu'à ce stade, pas encore augmenté sa masse.

La blastula de *Ph. Mülleri* est ciliée sur toute sa surface, ainsi que l'on peut s'en convaincre par l'étude du vivant. Mais je n'ai jamais pu distinguer les cils sur les objets fixés (fig. 1).

Gastrulation.

La gastrulation se fait par embolie, le processus présentant des modalités légèrement différentes suivant l'extension du blastocèle. Le blastocèle est-il réduit, on verra la blastula, d'abord sphérique, prendre la forme d'un disque, les cellules s'épaississant dans l'une des moitiés. Il se produit ensuite une incurvation du disque tout entier, l'embryon prenant la forme d'une cuvette dont les cellules épaissies — endoderme — occupent l'intérieur. Le blastopore, fort large et circulaire, répond au bord même de la cuvette. Les deux feuillets primordiaux se continuant insensiblement l'un dans l'autre, le blastopore est assez mal défini au début. Ce n'est que chez une seule espèce, *Ph. Mülleri*, que l'on connaît un mode légèrement différent. Le blastocèle, relativement très large qui existe ici, permet une invagination typique, et c'est ce qui se produit. Les figures 2 à 4 ci-après représentent trois coupes dans une gastrula peu avancée de cette espèce, se suivant d'arrière en avant.

La figure 2 représente une coupe passant par l'endroit où l'invagination est la plus profonde; la suivante passe immédiatement en avant du blastopore et renferme encore la paroi antérieure de l'endoderme, coupée tangentielle-

Digitized by Google

ment; la figure 4, enfin, est une coupe passant dans l'extrémité antérieure, où le blastocèle est particulièrement dilaté. La figure 5 représente une coupe sensiblement sagittale, l'extrémité antérieure à droite, dans une gastrula plus avancée que celle des figures précédentes; elle peut néanmoins servir à la compréhension de celles-ci.

Dès le début de la gastrulation, l'extrémité antérieure se différencie, le blastocèle s'y dilatant (fig. 5). La face ventrale étant d'ailleurs déterminée par le blastopore lui-même, la symétrie bilatérale s'accuse dès maintenant.

La fermeture du blastopore se fait par rapprochement de ses bords, suivi de soudure, celle-ci progressant d'arrière en avant; de telle sorte qu'à tout moment de sa fermeture, le blastopore se compose d'une partie antérieure, élargie, se continuant en arrière en un étroit sillon médio-ventral. Celui-ci s'étendait, au début du processus de fermeture, jusqu'au voisinage de l'extrémité postérieure. Mais, au fur et à mesure que progresse la soudure de ses lèvres, son extrémité postérieure avance, jusqu'à disparition complète du sillon. La partie antérieure subsiste et devient la bouche de l'animal, ou, mieux, l'orifice qui fait communiquer le mésentéron avec le stomodéum. La fermeture du sillon blastoporique s'est, en effet, à peine achevée, que la partie restée ouverte du blastopore (et au niveau de laquelle existe la seule continuité entre les deux feuillets primordiaux) est refoulée dans la profondeur par la formation d'une invagination stomodéale.

Formation du mésoblaste.

Toutes les solutions possibles ont été données de cette question, à laquelle est liée l'origine de la cavité du corps.

D'après les uns, il y aurait formation de cellules mésoblastiques, aux dépens de l'endoblaste primitif, ces cellules pénétrant isolément dans le blastocèle, et le blastocèle subsistant comme cavité du corps, quitte à prendre plus tard les caractères d'un cœlome.

D'après les autres, le mésoblaste aurait une origine épithéliale; il dériverait d'un certain nombre de diverticules archentériques, plus ou moins modifiés; voire même en partie d'une paire de diverticules ectoblastiques.

Digitized by Google

Enfin, certains auteurs semblent disposés à admettre une origine mixte du mésoblaste : il y aurait formation de cellules mésoblastiques isolées, aux dépens de l'endoblaste, et, en outre, formation de diverticules archentériques.

Les derniers auteurs qui se soient occupés du développement embryonnaire, Ikeda (23) et moi (56), nous avons donné une analyse détaillée des nombreuses versions contradictoires déjà publiées sur la formation du mésoblaste, ce qui nous dispensera de nous étendre à nouveau sur ces observations anciennes.

Mais il est nécessaire que nous fassions l'examen de nos résultats respectifs, car nous ne sommes, malheureusement, pas encore d'accord!

D'après Ikeda (23), le mésoblaste aurait une origine triple :

1° Des cellules isolées, que l'endoblaste expulse dans le blastocèle pendant le processus de la gastrulation, et dès le début de celle-ci;

2° Une paire de diverticules archentériques, prenant naissance de part et d'autre du blastopore;

3° Des cellules isolées, qui se détachent du sillon continuant le blastopore en arrière, pendant que s'effectue la fermeture (partielle) de cet orifice.

Revenant à une opinion plus ancienne, j'ai (56) prétendu, au contraire, que le mésoblaste de l'embryon prend son origine uniquement dans des cellules se détachant isolément de l'endoblaste.

Nous devons choisir entre ces deux versions fort différentes, et nous prononcer au sujet des diverticules archentériques, dont il serait fort important de confirmer l'existence.

Ces diverticules archentériques, nouvellement décrits par Ikeda (23), mais qu'il nous présente avec une espèce de réserve : « what are called the anterior diverticula » (p. 521), avaient déjà été signalés par Caldwell (8) (cet auteur pensant d'ailleurs qu'il se forme en outre une seconde paire de diverticules mésoblastiques, aux dépens d'une invagination ectoblastique) et par Masterman (45) (lequel croit qu'il se forme en outre un diverticule antérieur et impair, plus une seconde paire postérieure; en tout cinq diverticules archentériques).

Nous constaterons d'abord le fait que, de même qu'ils sont d'accord pour décrire au moins cette paire de diverticules archentériques, Caldwell (8), Masterman (45) et Ikeda (23) sont également d'accord pour reconnaître

Digitized by Google

qu'il s'agit de diverticules fortement modifiés, pleins à l'origine, et se délaminant de l'endoblaste bien plutôt qu'ils ne s'en évaginent, la cavité archentérique ne montrant jamais, à l'endroit qui leur correspond, que des indications fort peu nettes d'évagination.

Je ne crois pas à l'existence de ces diverticules, et les figures les plus favorables que j'aie observées pour leur existence n'étaient pas plus démonstratives, à mon avis, que celles des auteurs qui décrivent ces diverticules. De même que j'ai déjà jugé les figures de Caldwell et de Masterman (45) peu probantes, je ne puis pas davantage reconnaître ce caractère aux figures et à l'exposé d'Ikeda. D'après lui, en effet, les diverticules antérieurs, pleins à leur début, n'acquièrent même pas secondairement de cavité; ils ne se transforment pas en vésicules cœlomiques qui, se dilatant, refouleraient le blastocèle et prendraient sa place. Loin de là : ils se résolvent en cellules isolées, qui pénètrent indépendamment les unes des autres dans le blastocèle, s'y disséminent, et s'y mêlent aux cellules également isolées dont l'origine a été indiquée sous les nos 1° et 2°.

Il me semble, et cette manière de voir est conforme à celle que j'ai déjà soutenue, que le mésoblaste prend son origine uniquement dans des cellules isolées qui se détachent de l'endoblaste pendant la gastrulation (le début du phénomène pouvant varier d'une espèce à l'autre), la formation des éléments mésoblastiques étant particulièrement active au niveau du blastopore, là où plusieurs auteurs, à la recherche de diverticules archentériques, ont décrit les diverticules antérieurs. Quant au point de savoir s'il se forme en outre des éléments mésoblastiques dans le sillon blastoporique, ainsi que le décrivent Ikeda et Caldwell, je ne suis pas complètement édifié à ce sujet, mais suis cependant disposé à admettre qu'il peut en être ainsi. Ce sillon, tant qu'il n'est pas fermé, ne représentant que les lèvres du blastopore, c'est-à-dire le point de continuité entre les deux feuillets, il est bien difficile d'attribuer aux éléments mésoblastiques qui y prendraient naissance une origine différente de ceux qui se détachent des autres parties de la surface de l'endoblaste, et tout particulièrement du pourtour du blastopore.

Ainsi donc, comme l'ont décrit Metschnikoff (52), Schultz (58), Roule (55) et moi-même (56), il y a formation, aux dépens du mésendoblaste, d'un mésenchyme primaire, et persistance du blastocèle embryonnaire.

Digitized by Google

Fossette postérieure.

Il s'agit ici d'une dépression ectoblastique, d'une invagination qui se produit à l'extrémité postérieure de l'embryon, dès que le sillon blastoporique s'est fermé. Plusieurs auteurs ont, sans aucun doute, et l'erreur était facile à commettre, confondu cette invagination avec la formation d'un proctodéum. Caldwell (8) a vu dans cette ébauche l'origine d'une paire postérieure de diverticules archentériques (la « ligne primitive » = sillon blastoporique réunissant cette paire postérieure avec la paire antérieure). Schultz (58) a pris cette invagination pour la première indication du « métasome » (= le corps de l'adulte). Ikeda (23) l'a retrouvée, et il lui revient le mérite d'avoir reconnu que cette fossette représente l'origine des organes urinaires. Moi aussi, j'étais arrivé à supposer que cette ébauche était liée à la formation des organes urinaires, sans pouvoir l'établir pourtant, et, surtout, sans pouvoir exclure la possibilité de l'hypothèse de Caldwell, d'après laquelle — implicitement tout au moins — cette ébauche donnerait la cavité postérieure du corps de la larve. Tout nouvellement enfin, Masterman (47) a pu s'assurer également de l'existence de cette fossette.

J'ai, de nouveau, contrôlé son apparition chez plusieurs espèces, y compris *Ph. Sabatieri*, où Roule (55) avait formellement contesté son existence. Chez *Ph. Mülleri*, le manque relatif de matériel, et la difficulté que présentent les manipulations de ces embryons particulièrement petits, m'ont empêché de suivre l'histoire complète de cette ébauche. Cependant, j'ai observé certaines figures démonstratives, qui ne laissent aucun doute sur la question de savoir si les organes urinaires se forment ici de la même manière qu'ailleurs.

L'évolution de cette ébauche, pendant les stades embryonnaires, est fort simple. Une dépression de l'ectoderme se produit à l'extrémité postérieure, et, refoulant le blastocèle, s'applique à la face inférieure de l'extrémité postérieure de l'archentéron. Bientôt l'ébauche se subdivise en deux branches, représentant des canaux à cavité plus ou moins nette, et débouchant au début au même point, là où la dépression originairement impaire à pris naissance. L'évolution ultérieure de cette ébauche sera suivie à propos du développement postembryonnaire.

Digitized by Google

Formation de la larve.

Les modifications qui conduisent à l'édification de la jeune larve, telle qu'elle quitte, chez la plupart des espèces, le lophophore de l'adulte, ont leur siège :

1° dans l'ectoderme. Celui-ci produit le *stomodéum ou œsophage.* Il donne, d'autre part, à lui seul, tout le *lobe préoral,* qui se développe de façon à former un capuchon céphalique susceptible de fermer complètement l'ouverture buccale. Sur la face dorsale du lobe préoral se différencie de bonne heure un épaississement localisé, le *ganglion nerveux.* Un autre épaississement, annulaire, entoure le corps tout entier : c'est l'ébauche, au début continue, du *cercle tentaculaire,* qui est orienté obliquement de haut en bas et d'avant en arrière, si obliquement, que l'anneau, dans sa partie dorsale, arrive à la hauteur de l'extrémité antérieure du mésentéron, tandis que, dans sa partie ventrale, l'anneau atteint l'extrémité postérieure même. Il ne reste, en arrière de l'anneau, qu'une très petite portion du corps, la *papille anale,* représentant l'ébauche du tronc de l'Actinotroque;

2° dans l'endoderme. Le mésentéron se subdivise en deux parties : l'une, l'antérieure, et de beaucoup la plus vaste, deviendra l'*estomac* de la larve; l'autre est destinée à donner l'*intestin terminal.* Il n'y a pas, pendant le développement embryonnaire, formation d'un proctodéum ;

3° dans le mésoderme. Les cellules isolées qui représentent ce feuillet se sont, pour la plupart, appliquées contre l'ectoderme, tant sur les différents points de la paroi du corps que sur l'œsophage, et se transforment en *éléments musculaires,* toute espèce d'élément mésodermique manquant sur toute la surface de l'endoderme. Quelques cellules mésodermiques se rencontrent aussi à l'intérieur du lobe préoral, où elles constituent un *mésenchyme* très peu serré, que l'on rencontre aussi dans la cavité des tentacules dès qu'ils s'individualisent. Dans l'extrémité postérieure, enfin, les éléments mésoblastiques sont un peu plus nombreux, entourant plus ou moins l'intestin terminal, des deux côtés duquel se trouvent aussi les canaux urinaires. Cavité du corps encore indivise : le blastocèle embryonnaire.

Digitized by Google

II. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

Cavités du corps.

L'organisation des plus jeunes stades pélagiques de l'Actinotroque répond à la description que nous venons de donner de la larve au moment où elle va devenir libre. Je me bornerai à renvoyer le lecteur aux figures 22 et 92 ci-après, représentant deux coupes sagittales médianes, la première dans une larve élevée de *Ph. Mülleri,* âgée de 6 jours, la seconde dans une jeune larve déjà pélagique de *Ph. Sabatieri.* Ces figures montrent clairement qu'il n'existe encore qu'une seule cavité du corps, renfermant quelques rares cellules mésodermiques appliquées principalement contre l'ectoderme. Cette cavité, ainsi que je me suis efforcé de le montrer, est le blastocèle persistant, et l'évolution ultérieure nous confirmera dans cette idée.

Nous savons donc exactement d'où nous partons : c'est, en somme, d'un stade fort simple. Nous savons, d'autre part, très exactement où nous allons : c'est à un stade assez compliqué. Dans un mémoire tout récent, Goodrich (17) a excellemment synthétisé nos connaissances à ce sujet; confirmant et vérifiant les observations de Caldwell (7), Ikeda (23) et moi (56), il a montré que les cavités du corps de l'Actinotroque reconnaissent, au moment qui précède la métamorphose, les subdivisions suivantes :

Un septum, inséré suivant le cercle tentaculaire, établit une première grande division. En avant de ce septum, il y a une grande cavité, commune à la « région collaire » et au lobe préoral. Cette cavité s'étend dans les tentacules larvaires. En arrière du septum règne une grande cavité, la cavité du tronc de l'Actinotroque. Ce septum et la subdivision qui en résulte avaient déjà été reconnus par Caldwell. Mais il existe en outre, ainsi qu'Ikeda l'a en premier lieu observé, une cavité circulaire, qui, située en avant du septum, suit l'insertion de celui-ci à la paroi du corps, cette cavité circulaire se prolongeant dans les tentacules définitifs. L'existence de ces trois cavités distinctes chez l'Actinotroque complètement développée doit être considérée comme absolument établie. Je l'ai, de mon côté,

Digitized by Google

vérifiée aussi bien chez *Actinotrocha Sabatieri*, où Roule (55) contestait toute subdivision, que chez *A. branchiata*. Voir, à ce sujet, les figures 19 et 96, représentant deux coupes sagittales dans des Actinotroques prêtes à la métamorphose, la première s'appliquant à *A. branchiata* et la seconde à *A. Sabatieri*.

Quant à la nature de ces cavités, il est établi que la grande cavité préseptale, commune aux régions collaire et préorale, est hœmocélique, tandis que la cavité circulaire, qui se prolonge dans les tentacules définitifs, est cœlomique. La cavité postérieure, qui occupe le tronc de l'Actinotroque, présente également les caractères d'une cavité cœlomique.

A priori, on peut admettre que l'hœmocèle antérieur représente la cavité blastocélienne persistante de l'embryon, qui s'étendait précisément dans les mêmes régions. Mais d'où viennent les cavités cœlomiques et comment s'édifie le septum?

Cette question a préoccupé les observateurs; mais tous ont dû se borner à la résoudre par des hypothèses, parce qu'ils n'ont pas eu les stades pélagiques jeunes, pendant lesquels s'élaborent des changements importants. Ils ont été, en suivant les premiers stades, jusqu'à la toute jeune larve, qui ne possède qu'une cavité et pas de septum, pour reprendre ensuite des stades pélagiques beaucoup trop avancés, déjà pourvus du septum subdivisant la cavité.

Caldwell (8), sans être toutefois bien explicite, paraît avoir cherché l'origine de la cavité postérieure dans l'invagination ectodermique qui se produit à l'extrémité postérieure de l'embryon, et qui est, en réalité, destinée à donner les organes urinaires. J'ai (56) repris nouvellement cette hypothèse, sans parvenir, cependant, à résoudre si elle répondait bien à la réalité.

Masterman (45) fait dériver la cavité du tronc d'une paire de diverticules archentériques, mais il n'est guère douteux qu'il se soit trouvé en présence des ébauches des canaux urinaires.

Hatschek (22) a représenté une jeune Actinotroque (fig. 301, p. 312) montrant une paire de saccules cœlomiques entourant l'intestin postérieur, et manifestement destinés, dans son esprit, à donner la cavité du tronc de la larve.

Digitized by Google

Ikeda (23) ne nous dit rien de l'édification de la cavité postérieure; il passe, sans même signaler la difficulté côtoyée, directement d'un stade embryonnaire où le septum n'existe pas (fig. 40), à un stade pélagique déjà fort avancé, où il existerait déjà un septum complet (fig. 45).

En réalité, il n'existe pas d'observations relativement à la formation du septum tronco-collaire de la larve.

Remarquons tout d'abord que si, comme la plupart des auteurs l'ont supposé, — et je reconnais bien volontiers qu'à défaut d'observations il était difficile de supposer autre chose, — si la cavité postérieure du corps prenait son origine dans une paire de saccules cœlomiques, il y aurait nécessairement, à un certain stade, formation d'un mésentère dorsal, aussi bien que d'un mésentère ventral. Or, il n'y a jamais, à aucun moment du développement, de mésentère dorsal. Ce seul fait nous permet déjà d'affirmer qu'il n'y a certainement pas formation de saccules cœlomiques pairs dans la partie postérieure de la larve. Mais, par contre, il y a, et cela dès un stade très reculé du développement, un mésentère ventral très net, absolument manifeste, confiné à la région du tronc, autrement dit tendu entre l'intestin terminal et la paroi du corps, ligne médio-ventrale. Faut-il en conclure qu'il y a formation, non pas de deux, mais d'un saccule cœlomique, dorsal au début, chevauchant sur l'intestin terminal, l'entourant progressivement vers le bas, ce qui conduirait bien, en effet, à la formation d'un seul mésentère ventral? Ce saccule cœlomique unique, logé dans l'extrémité postérieure, dans la papille anale, ébauche du tronc, aurait pour limites une somatopleure et une splanchnopleure, se réfléchissant l'une dans l'autre au niveau du mésentère sous-intestinal; cela pour ses limites vers les côtés. En arrière les deux feuillets mésodermiques se continueraient également l'un dans l'autre, là où l'intestin lui-même se continue avec le feuillet externe, c'est-à-dire au niveau de l'anus. Mais en avant? En avant, le saccule aurait une paroi tendue, à la façon d'un diaphragme, entre la paroi du corps et l'intestin, l'intestin passant dans l'ouverture. Cette paroi, limite antérieure du saccule cœlomique, séparerait celui-ci du blastocèle antérieur, ou cavité collaire, et ne serait autre chose que le septum qui existe, indubitablement, plus tard. S'il y avait donc formation d'un saccule cœlomique, représentant la cavité

Digitized by Google

postérieure du corps, et dont la limite antérieure correspondrait au septum tronco-collaire, nous devrions, dès le moment où existe le mésentère sous-intestinal, qui semble dénoncer la présence d'une cavité cœlomique, nous devrions, dès ce moment, observer le septum! La cavité cœlomique postérieure, vésicule close, devrait, sur une coupe quelconque, et quelle que soit l'orientation de celle-ci, nous montrer toujours un contour fermé. Or, il n'en est pas ainsi : le mésentère sous-intestinal est constitué depuis longtemps déjà, alors que n'existe encore que la partie ventrale, également sous-intestinale, du septum tronco-collaire (fig. 16), et l'on voit la cavité du tronc, qui a acquis les caractères d'un cœlome, se continuer ouvertement avec la cavité antérieure, restée blastocèle.

J'ai, moi-même, cru, *a priori*, qu'il devait y avoir formation de saccules cœlomiques, et certaines images étaient bien faites pour en donner l'illusion complète, telle la figure 17 (et les fig. 38 et 39), mais un examen attentif m'a démontré de façon péremptoire qu'il n'y avait ni deux ni même un saccule cœlomique pour donner la cavité du tronc de la larve.

Voyons maintenant comment se passent les choses, comment se forme la cavité postérieure du corps, ou, ce qui revient au même, comment s'édifie le septum tronco-collaire.

La figure 22 nous montre, ainsi qu'il a été dit, une larve de *Ph. Mülleri* âgée de 6 jours, et obtenue par élevage. Il s'agit d'une très jeune *A. branchiata*. Cette larve est coupée sagittalement, regardant à gauche. La figure 26 se rapporte à un stade pélagique, à peine plus avancé. La coupe représentée ne montre que la partie postérieure. Il s'agit ici aussi d'une coupe sagittale, la larve regardant à droite. Ceci dit pour faciliter l'orientation. La coupe (fig. 26) est, en réalité, assez oblique, ce qui a seul pu permettre d'intéresser l'un des organes urinaires suivant toute sa longueur. Nous constatons que cet organe, qui va nous donner un point de repère important, est en continuité avec l'ectoderme immédiatement en dessous de l'anus (non visible sur la figure, mais dont la situation répond évidemment à l'extrémité distale de l'intestin terminal; il est possible que l'anus ne soit pas encore perforé à ce stade, mais il faut remarquer que cet orifice est rarement visible avec netteté, même sur les larves beaucoup plus âgées). Ce que l'on appelle la papille

Digitized by Google

anale est représenté, à ce stade très jeune, par la portion très restreinte de la surface du corps, à peine saillante, qui répond à l'extrémité postérieure de l'intestin. La papille anale existe donc à peine à l'état de papille à ce moment et n'est représentée que par une région non encore différenciée de l'ectoderme, siégeant à l'extrémité postérieure. La figure 92, représentant une coupe médiane dans une très jeune *A. Sabatieri* (pélagique), nous permet de reconnaître que la papille anale est tout aussi rudimentaire chez cette espèce au début de la vie libre. Chez d'autres espèces, par contre, la papille anale est, au moment de l'émancipation de la larve, nettement saillante, ainsi que l'on peut s'en convaincre par certaines figures publiées, telles que la figure 40 d'Ikeda (23) — coupe sagittale, et la figure 38 que j'ai donnée autrefois (56) — également une coupe sagittale.

Passons maintenant à la figure 27. Celle-ci s'applique de nouveau à *A. branchiata*. Il s'agit de nouveau d'une coupe sagittale, non tout à fait médiane, et un peu oblique encore. La larve envisagée regarde à gauche, et est donc retournée par rapport à celle qui se trouve représentée sur la figure 26, à laquelle nous allons la comparer. Disons encore que, sur la figure 27, la région postérieure seule est de nouveau représentée, avec détails; mais la figure 23 nous montre l'image d'une belle coupe sagittale médiane, vue d'ensemble, dans une autre larve du même stade. Nous pouvons nous assurer, surtout par l'examen de cette vue d'ensemble (fig. 23), qu'il existe maintenant une papille anale bien proéminente; nous la retrouvons sur la figure 27. Toute la région à ectoderme épaissi, au milieu de laquelle est logé l'intestin terminal, représente la papille anale. La figure 27, nous montrant de nouveau l'un des organes urinaires, dont le canal excréteur a été coupé au voisinage de son orifice extérieur (toujours difficile à voir), nous pouvons, par la comparaison avec la figure 26, nous convaincre de ce que la papille anale s'est développée tout entière en arrière du point de débouché des organes urinaires, par suite d'un accroissement et d'un épaississement considérables de la portion d'ectoderme qui la représentait, en puissance, au stade précédent, tel que nous l'avons reconnu sur la figure 26. Les choses se passent absolument comme si l'intestin terminal, s'allongeant vers l'arrière, poussait l'ectoderme devant

Digitized by Google

lui, de façon à former une papille de plus en plus saillante dont le sommet est à tout moment occupé par l'anus. Cependant, en considération de l'épaississement considérable que subit l'ectoderme pendant ce processus, nous devons bien admettre que ce feuillet joue un rôle très actif dans le phénomène en question.

Quel est, à ce moment, l'état du mésoderme? Les coupes sagittales, figures 23 et 27 (*A. br.*) (1), permettent de reconnaître que les cellules mésodermiques sont en voie de s'organiser en un feuillet somatique, qui tapisse déjà plus ou moins complètement la face interne de l'ectoderme de la papille anale, un certain nombre d'éléments s'appliquant, d'autre part, à la surface de l'intestin terminal et de l'extrémité postérieure de l'estomac, sans qu'il y ait cependant encore de feuillet splanchnique continu sur ces parties du tube digestif. La papille anale formant dans ces stades jeunes un angle prononcé avec l'axe principal du corps (fig. 23), les coupes transversales sont, en réalité, à peu près frontales dans la papille anale, et fort peu démonstratives. *A. Sabatieri* est, sous ce rapport, plus favorable, la papille anale formant, chez cette espèce, un angle beaucoup moins prononcé avec l'axe principal. Aussi ai-je donné quelques figures montrant des coupes transversales dans la région postérieure de cette espèce. Les figures 97 et 98 sont deux coupes transversales, non voisines, dans une même larve très jeune, ne possédant encore que quatre tentacules, et d'un stade approximativement identique à celui de la larve dont la figure 92 (*A. S.*) nous a montré une coupe sagittale médiane. Chez la larve des figures 97 et 98 il n'existe pas encore de papille anale saillante; les tentacules ventraux, c'est-à-dire les tentacules de la première paire, situés à droite et à gauche de la ligne médiane, sont encore terminaux (voir fig. 92); c'est ce qui explique que, sur la figure 97, nous coupons en même temps les tentacules de la première paire et l'intestin terminal. Sur la figure 98, coupe qui passe au niveau de l'extrémité postérieure de l'estomac, nous coupons les tentacules de la seconde paire. La comparaison de ces deux figures nous

(1) Dans la plupart des cas, je désignerai ainsi, en abrégé, à quelle espèce les figures se rapportent; *A. br.* = *Actinotrocha branchiata*; *A. S.* = *Actinotrocha Sabatieri*.

Digitized by Google

montre que, chez cette jeune larve, le mésoderme est représenté par quelques cellules disposées, pour la majeure partie, au contact de l'intestin terminal, ainsi qu'à la face profonde de l'ectoderme. Parmi les cellules qui sont au contact de l'intestin terminal, il doit y en avoir un certain nombre qui appartiennent à l'ébauche des canaux urinaires, d'origine ectodermique, comme nous l'avons vu; mais ces canaux sont actuellement trop confus pour qu'il soit possible de les définir nettement d'avec le mésoblaste qui les empâte. Le revêtement mésodermique, qui existe sur l'intestin terminal, cesse, sans limite nette, vers l'avant, et c'est à peine si l'on observe quelques cellules isolées sur la partie postérieure de l'estomac (fig. 98), et plus aucune cellule sur les parties antérieures de cette portion du tube digestif. Ce qui confirme d'ailleurs la conclusion à laquelle nous étions arrivé par l'examen d'une coupe sagittale (fig. 92).

Passons maintenant à un stade plus avancé du développement d'*A. Sabatieri.*

La figure 93 (*A. S.*) nous montre une coupe sagittale médiane dans une larve à six tentacules, absolument comparable au stade que nous avons vu représenté sur la figure 23 (*A. br.*). Il y a pourtant une différence : c'est que sur la figure 93 la première ébauche du métasome est apparue, comme un simple épaississement de l'ectoderme, à la face ventrale de la papille anale (M), tandis que cette ébauche manque encore à ce moment chez *A. branchiata.* Les figures 99 et 100 sont deux coupes transversales, non voisines, dans une larve du même âge que celle de la figure 93. La coupe figure 99 passe au niveau de l'ébauche métasomique, c'est-à-dire en arrière de l'insertion des tentacules; ceux de la première paire sont coupés; l'un de ceux de la seconde paire a été légèrement entamé. La coupe passe à travers la partie postérieure de l'estomac. Dans la papille anale, sur les coupes situées en arrière de la figure 99, le mésoderme forme deux feuillets, un feuillet somatique plus ou moins continu, et un feuillet splanchnique qui recouvre tout l'intestin terminal. Mais ces feuillets ont encore un caractère fort embryonnaire, les cellules qui les constituent étant encore fort individualisées, formant une couche relativement épaisse, ayant l'aspect d'un mésenchyme. Les deux feuillets sont en continuité le long de la ligne

Digitized by Google

médio-ventrale, là où apparaîtra le mésentère, et cette ligne de continuité représente en réalité le mésentère sous-intestinal, qui, de même que la splanchnopleure et la somatopleure, n'a pas encore pris les caractères d'une membrane. Sur la coupe figure 99 nous pouvons encore reconnaître cet état du mésoderme : les deux feuillets, à caractères embryonnaires, se continuent au niveau de la ligne médio-ventrale. Nous remarquerons que les éléments mésoblastiques sont particulièrement nombreux au contact de la plaque ectodermique épaissie, représentant l'ébauche du métasome (M). Nous verrons que cette ébauche est toujours, dès sa formation, tapissée d'éléments mésodermiques nombreux et fort actifs, se multipliant très rapidement. Les deux feuillets mésodermiques ne s'étendent guère vers l'avant; en effet, sur la figure 100, qui nous montre une coupe passant par la base des tentacules, ces feuillets n'existent plus.

Les figures 101 et 102 nous montrent deux coupes transversales dans une larve plus avancée de la même espèce (*A. S.*). La première passe par l'épaississement métasomique (M) non encore invaginé, la seconde immédiatement en avant, mais encore en arrière de la base des tentacules, dont quatre sont coupés. Il s'agit d'une larve chez laquelle les tentacules de la quatrième paire sont en voie d'apparition. La figure 101 diffère de la figure 99, à laquelle elle doit être comparée, en ce que les assises mésoblastiques ont pris, plus nettement, l'apparence de feuillets membraneux, de splanchnopleure et de somatopleure, le mésentère sous-intestinal étant, lui aussi, constitué par une membrane mince. Si nous suivons les coupes vers l'avant, nous voyons les deux feuillets qui — virtuellement — composent ce mésentère, s'écarter l'un de l'autre, donnant ainsi place à un espace compris entre eux et la face inférieure de l'estomac, espace délimité uniquement par les faces profondes de l'épithélium digestif et des membranes mésodermiques. Celles-ci, en continuité ventralement avec la somatopleure, s'appliquent dorsalement sur les faces latérales de l'estomac, mais sans se rejoindre au-dessus de celui-ci (fig. 102), car, à ce niveau, il n'y a encore, à ce moment, pas de splanchnopleure à la face dorsale de l'intestin. En avant, les deux feuillets résultant du dédoublement du mésentère sous-intestinal se terminent par des bords libres, de telle sorte que la cavité que

Digitized by Google

ces feuillets délimitent est en communication ouverte avec la cavité qui est en dehors d'eux.

A ce stade le mésoderme est représenté par une somatopleure confinée à la papille anale, et par une splanchnopleure ne tapissant encore que l'intestin terminal et la région postérieure de l'estomac, jusqu'à la hauteur des tentacules ventraux. Les deux feuillets sont en continuité par un mésentère sous-intestinal qui, en avant de l'ébauche métasomique, se fend en deux lamelles, qui cessent bientôt par des bords libres. Il y a, en outre, bien entendu, des éléments mésodermiques, pour la plupart différenciés en fibres musculaires, dans les différentes parties de la larve, appliquées contre l'ectoderme (paroi du corps et œsophage) et quelques cellules disséminées dans les cavités du lobe préoral et des tentacules, où elles donnent une petite quantité de mésenchyme (fig. 94).

En ce qui concerne la cavité du corps, celle-ci est toujours indivise; la cavité siégeant dans la papille anale, ébauche du tronc, qui possède des revêtements mésodermiques complets — splanchnopleure et somatopleure — et un mésentère sous-intestinal, cette cavité qui prend les caractères d'un cœlome débouche largement, en avant, dans la cavité collaire, qui a conservé tous ses caractères primitifs. Cette cavité collaire se prolonge en dessous de l'estomac, dans l'espace résultant de l'écartement des deux feuillets constituant le mésentère sous-intestinal.

Les feuillets mésodermiques sont, sur les préparations d'*A. Sabatieri*, aussi nettement visibles que sur les figures que j'en ai données. C'est dire que si ces feuillets, au lieu de se terminer par des bords libres, se réfléchissaient de toutes parts les uns dans les autres, autrement dit, s'il y avait dès maintenant plusieurs cavités distinctes au lieu d'une seule cavité en voie de subdivision, c'est dire que, dans ce cas, les parties du feuillet mésodermique qui fermeraient la cavité postérieure et qui constitueraient le septum, ne sauraient échapper à l'observation. Je puis affirmer qu'à ce stade le mésentère intestinal existe seul, et qu'il n'y a pas de septum formé, la cavité « cœlomique » du tronc débouchant largement dans la cavité hœmocélique collaire.

Retournons maintenant à *Actinotrocha branchiata*.

Digitized by Google

Les figures 30-31, 32-33 et 34-35 sont empruntées deux à deux à des séries de coupes transversales dans des larves à peine plus âgées que celles auxquelles nous nous étions arrêté [fig. 23 et 27 (*A. br.*)]. Dans chacune de ces couples de figures, la première s'applique à une coupe plus postérieure que la seconde. La première passe à travers l'extrémité postérieure de l'estomac; la seconde un peu plus en avant. Dans chaque cas, nous voyons sur la première coupe (fig. 30, 32 et 34) une cavité dorsale par rapport à l'intestin : c'est la cavité de la papille anale vers sa limite antérieure. Cette cavité est délimitée par une couche mésodermique bien nette, constituant une somatopleure et une splanchnopleure en continuité l'une avec l'autre, par une membrane qui sépare la cavité supra-intestinale de la cavité infra-intestinale. Celle-ci manque de revêtement mésodermique; elle ne renferme que quelques cellules disséminées, qui ont donné un peu de mésenchyme (celui-ci manquant d'ailleurs complètement dans la cavité dorsale).

Si nous examinons maintenant, dans chacune de ces trois larves, les coupes passant en avant de l'insertion des tentacules ventraux, nous voyons (fig. 31, 33 et 35) la cavité dorsale en communication ouverte avec la cavité ventrale. Sur la figure 35, la séparation existe encore du côté gauche, tandis qu'elle manque du côté droit. Ici aussi, le feuillet délimitant la cavité de la papille anale s'arrête par des bords libres vers l'avant, et la subdivision de la cavité du corps n'est encore que très incomplète. *Il existe, en réalité, un sac cœlomique ouvert largement en avant, et débouchant dans la cavité collaire blastocélienne.* Ce sac n'occupe encore que la papille anale; il chevauche sur l'intestin terminal, et l'entoure même complètement en arrière, de façon à donner un mésentère ventral typique. Il recouvre aussi les organes urinaires, visibles sur chacune des figures 30, 32 et 34, emprisonnant leur canal excréteur entre son feuillet somatique et l'ectoderme, les cellules excrétrices formant un bouquet flottant librement dans la cavité collaire.

Cet état de choses se maintient pendant fort longtemps chez *A. branchiata,* qui s'accroît d'une façon considérable pendant sa vie pélagique, ainsi qu'en témoignent les figures 14 et 19, deux coupes sagittales dessinées au même grossissement.

Digitized by Google

Le stade auquel nous en étions arrivés chez *A. branchiata* possédait six à huit tentacules larvaires (fig. 23, reproduite, à un moindre grossissement, fig. 15). Nous passons maintenant à un stade caractérisé par dix à douze tentacules, dont la figure 16 nous montre une coupe sagittale médiane. La région postérieure de cette coupe est donnée de nouveau sur les figures 24 et 28.

La comparaison des figures 15 et 16 nous permet de reconnaître le grand accroissement subi par la larve, spécialement par la papille anale, nous dirons désormais le tronc. Nous remarquerons aussi combien la larve s'est dilatée, circonstance très favorable pour nos investigations relatives aux cavités qu'elle renferme.

Le tronc, à ce moment, forme toujours un angle avec l'axe antéro-postérieur principal, étant dirigé de bas en haut et d'avant en arrière. Il résulte de là qu'une coupe frontale ne coupera pas la larve suivant toute sa longueur, et la figure 17 nous montre l'image que donne une coupe frontale, faite suivant la ligne AB de la figure 16. D'autre part, nous avons, sur la figure 36, une coupe transversale d'une larve de cet âge, coupe passant à la hauteur des organes urinaires, c'est-à-dire immédiatement en arrière de la base des tentacules.

Pour la compréhension de ce stade, le lecteur devra donc s'en rapporter aux figures suivantes :

La figure 16, coupe sagittale médiane, vue d'ensemble; la figure 24, reproduisant la région du tronc de la même coupe; puis la figure 28, donnant les détails de la face ventrale du tronc, dans la même coupe toujours; enfin, la figure 29, s'appliquant à une autre coupe de la même série. Ceci pour les coupes sagittales.

La figure 17, coupe frontale, effleurant seulement la paroi inférieure de l'estomac et l'entamant à peine; la figure 38, reproduisant une partie de la coupe voisine, dont les détails ont été rendus dans la figure 39; enfin, la figure 40, qui représente une autre coupe de la même série frontale, intéressant l'estomac suivant sa longueur. Ceci pour les coupes frontales.

La figure 36, coupe transversale.

L'examen comparatif de ces différentes figures, mieux que leur descrip-

Digitized by Google

tion détaillée, montre clairement que les dispositions réalisées par les cavités du corps sont restées les mêmes qu'au stade précédent : cavité cœlomique dans le tronc, en communication ouverte avec le blastocèle de la région collaire.

En avant de l'ébauche métasomique, apparue comme épaississement de l'ectoderme, à la face ventrale, entre les points de débouché des organes urinaires (fig. 28 et 29), se trouve maintenant, mais en dessous de l'estomac seulement, le septum, sans extension dorsalement (fig. 38 et 40). Le septum est formé par le dédoublement des deux feuillets constituant le mésentère sous-intestinal. Il n'y a aucune différence entre le stade auquel nous sommes arrivés chez *A. branchiata* et celui auquel nous nous étions arrêtés chez *A. Sabatieri*, ce dont on peut se convaincre en comparant, par exemple, les figures 36 (*A. br.*) et 102 (*A. S.*).

Le développement ultérieur se fait d'ailleurs de la même façon chez les deux espèces. Le sac cœlomique de la région postérieure, clos désormais à sa partie ventrale, a son développement arrêté par le fait même en dessous de l'estomac. Mais il va continuer à s'étendre à la face dorsale de l'estomac, restant longtemps encore ouvert vers l'avant, pour ne se clore que fort tard, le septum, qui représente sa limite antérieure gagnant progressivement vers la face dorsale, en suivant la ligne d'insertion des tentacules, en arrière de la base de ceux-ci.

Les figures 104 à 106 sont trois coupes transversales dans une *A. Sabatieri*, suivies d'arrière en avant. Cette larve possède les rudiments de la cinquième paire de tentacules et est déjà bien près d'avoir atteint toute sa taille. La coupe figure 104 passe en arrière de l'insertion des tentacules ventraux et immédiatement en avant de l'ébauche métasomique. Elle ne diffère de la figure 102 qu'en ce que la splanchnopleure a continué à s'étendre sur l'estomac, recouvrant déjà ses faces latérales, mais pas encore sa face dorsale. Comme aux stades précédents, l'enveloppement est complet dans la région postérieure, tandis qu'en avant, ainsi que l'on peut s'en convaincre par l'examen de la figure 105, les feuillets mésodermiques ne sont pas encore constitués, s'arrêtant par des bords libres dans les coupes situées entre celles que montrent les figures 104 et 105. La figure 106

Digitized by Google

est une coupe au niveau de l'œsophage, intéressant en même temps le diverticule ventral de l'estomac, montrant déjà le début de sa vacuolisation si caractéristique.

Les figures 107 et 108 (*A. S.*) sont deux coupes transversales d'une larve plus âgée encore, et possédant cinq paires de tentacules bien développés. L'ébauche métasomique s'est invaginée et décrit déjà plusieurs circonvolutions à l'intérieur du tronc de la larve. Une larve du même âge se voit sur la figure 95, coupe sagittale médiane. La coupe figure 107 passe au niveau de l'orifice métasomique; c'est toujours, essentiellement, la même chose que sur les figures 102 et 104 (*A. S.*), avec cette seule différence que la splanchnopleure s'est complétée du côté dorsal. Nous retrouvons, à la face inférieure de l'estomac, cet espace lacunaire interposé entre sa paroi et les feuillets dédoublés du mésentère ventral. Sur la coupe figure 108, plus antérieure, mais passant encore en arrière de la base des tentacules, nous voyons également deux cavités : l'une, dorsale, délimitée par les feuillets mésodermiques, n'est autre chose que le prolongement, en avant, de la cavité du tronc. L'autre, lacunaire, sans revêtements épithéliaux propres, n'est autre chose que la cavité collaire, le blastocèle primitif et non modifié, dont la lacune que nous observions sur la figure précédente, à la face inférieure de l'intestin, n'était que le prolongement en arrière. Mais l'examen des coupes situées en avant de celle de la figure 108 montre que le sac cœlomique n'est toujours pas complètement clos vers l'avant. Le septum, qui existe nettement à la face ventrale de l'estomac, ne se prolonge pas encore sur les faces latérales et dorsale de l'estomac. Quelques coupes en avant de la figure 108, on a le même état de choses que sur la figure 105, c'est-à-dire l'estomac complètement nu dans la cavité collaire.

Si, retournant encore à *A. branchiata*, nous passons de la figure 36, à laquelle nous en étions restés, à la figure 37, qui nous montre une coupe transversale dans une larve beaucoup plus avancée, à métasome invaginé, possédant près de vingt-quatre tentacules, et de dimensions à peine inférieures à celles de la larve dont la figure 18 nous montre une coupe sagittale médiane, nous constaterons que le développement de la cavité du tronc n'a guère progressé. La coupe figure 37 passe au niveau de l'orifice

Digitized by Google

métasomique. Le métasome est recouvert d'une grande quantité d'éléments mésodermiques, en continuité, par le mésentère sous-intestinal, avec la splanchnopleure limitée encore à la face inférieure de l'estomac. Celle-ci, complète sur l'intestin terminal, manque encore complètement dans la région antérieure. Le septum est, lui aussi, toujours borné à la région ventrale et ne représente autre chose que les parties réfléchies vers l'extérieur de la partie de splanchnopleure qui existe sur la figure 37 en dessous de l'estomac.

La cavité du tronc a cependant, par le fait de l'existence de la partie ventrale du septum, sa limite tracée en dessous de l'estomac, et elle ne peut plus gagner qu'à la face dorsale de celui-ci. C'est ce qui ne tarde pas à se produire. Les figures 41 et 42 sont prises dans une série de coupes transversales d'une larve chez laquelle la cavité du tronc a beaucoup gagné vers l'avant, s'étendant à la face dorsale de l'estomac. Sur toutes les coupes — en suivant d'arrière en avant — situées en arrière de la coupe figure 41, on constate l'existence de deux cavités complètement séparées par le septum : une cavité dorsale, prolongement de la cavité du tronc, nettement délimitée par une couche mésodermique (fig. 43), et une cavité ventrale, la cavité collaire, ou blastocèle. Sur la figure 41, pourtant, la séparation entre les deux cavités n'existe plus que d'un côté, à gauche sur la figure, tandis que, de l'autre côté, le septum, qui séparait les deux cavités, s'est arrêté. Plus en avant encore, ainsi sur la figure 42, il n'existe plus trace du septum, ce qui n'empêche pas la splanchnopleure de se continuer très nettement bien plus loin en avant.

Les figures 43 et 44, empruntées d'ailleurs à une autre série transversale, montrent les détails de cette disposition. Sur la figure 43, on voit la splanchnopleure se réfléchir dans le septum, tandis que sur la figure 44 (quatre coupes plus en avant), la splanchnopleure, d'existence toujours très manifeste, cesse non moins manifestement par un bord libre, non en continuité avec le septum, dont on peut encore apercevoir la dernière trace, sous forme de ligne imperceptible, bord antérieur extraordinairement mince de la membrane qui réunit, en arrière, la splanchnopleure avec la somatopleure. Celle-ci, vu son extrême minceur, est généralement très difficile à

Digitized by Google

voir, n'étaient les fibres musculaires très visibles après coloration appropriée, auxquelles elle donne naissance, et qui sont surtout abondantes dans la cavité du tronc (fig. 41 à 44). Ainsi donc, le sac « cœlomique », qui a commencé à se former dans la région postérieure, qui a rempli tout le tronc et qui s'avance maintenant vers l'avant à la face dorsale de l'intestin, logé entre celui-ci et la paroi du corps, ce sac est toujours ouvert largement vers l'avant. Chose assurément curieuse aussi, ce sac s'accroît plus rapidement dans les parties qui sont au contact de l'estomac — splanchnopleure — et de l'épiderme — somatopleure — que dans la partie libre qui réunit ces deux feuillets, autrement dit le septum. Il ne manque plus à celui-ci que sa partie dorsale pour que la séparation entre la cavité du tronc et la cavité collaire soit complète.

L'existence d'un stade tel que celui qui vient d'être décrit (fig. 41-44) est assurément fort intéressante. Le fait, dûment constaté, que le septum tronco-collaire est incomplet à un moment très avancé de la vie pélagique, la cavité du tronc communiquant largement avec la cavité collaire, alors que nous savons, d'une façon non moins certaine, que, plus tard, le septum est complet et la cavité du tronc complètement close, ce fait nous permettrait déjà de conclure que la cavité du tronc n'était pas une vésicule cœlomique close à son début, mais qu'elle résulte d'une portion différenciée de la cavité blastocélienne primitivement indivise.

Une fois le septum achevé, nous avons l'état de choses représenté par les figures 18 (*A. br.*) et 96 (*A. S.*), deux coupes sagittales médianes, la seconde de ces coupes ne permettant pas de voir la portion dorsale du septum, par suite de ce que la face dorsale de l'estomac est appliquée contre la paroi du corps. La figure 122 (*A. S.*), montrant la même région chez une autre larve, est démonstrative à ce point de vue.

La portion dorsale du septum ne peut, évidemment, bien se voir que sur des coupes sagittales, qui lui sont perpendiculaires. Des coupes transversales, lui étant tangentes, ne prêtent pas aux figures probantes. Aussi dois-je me borner à renvoyer aux figures 47 et 46, deux coupes transversales qui montrent la disposition qui succède, chez *A. branchiata*, à celle que nous avions reconnue sur les figures 41 à 44; la figure 46 contenant

Digitized by Google

l'extrémité tout à fait antérieure de la cavité du tronc, à quelques coupes en arrière de la portion dorsale du septum, qui la sépare maintenant complètement de la cavité collaire. La figure 111 nous montre, chez *A. Sabatieri*, une coupe transversale passant par le même niveau. Les figures 47 (*A. br.*) et 111 (*A. S.*) sont d'ailleurs compliquées par suite de l'apparition de la cavité cœlomique préseptale, dont il nous reste à examiner le mode de formation.

Avant cela, pourtant, nous pouvons encore nous poser une question : celle de savoir si le sac cœlomique, livrant la cavité post-septale et qui, pendant toute la durée de son développement, est largement ouvert vers l'avant, c'est-à-dire dans la cavité préseptale, si ce sac grandit à ses propres dépens ou par adjonction de nouveaux éléments mésodermiques. Question difficile à résoudre. Cependant, il me paraît évident que l'on ne peut exclure le premier mode d'accroissement. Le sac grandit très probablement par ses bords libres, aux dépens de sa propre substance. D'autre part, de même que le sac s'est, à l'origine, édifié aux dépens de cellules mésenchymatiques, il me semble que, pendant toute la durée du développement, de nouvelles cellules mésodermiques libres et mobiles viennent augmenter les matériaux dont se constituent les revêtements de la cavité du tronc et le septum tronco-collaire. J'ai dit que la surface de l'ébauche métasomique était, dès sa formation, le siège d'une prolifération particulièrement active des cellules mésoblastiques. Certes, cette abondante multiplication du mésoderme est amplement justifiée par le rôle qui incombe à ce feuillet, représentant la somatopleure du corps de l'adulte dans la formation des couches musculaires puissantes du métasome. Cependant, on observe de nombreuses images [fig. 37 (*A. br.*), 102, 103, etc. (*A. S.*)] qui tendent à faire croire qu'un certain nombre de ces cellules mésoblastiques se libèrent, tombent dans la cavité du tronc, et, cheminant à la surface des parties déjà constituées des feuillets mésoblastiques, viennent contribuer à leur accroissement. En effet, parmi les cellules mésoblastiques recouvrant l'ébauche métasomique, on en voit toujours un certain nombre qui paraissent sur le point de se détacher, proéminant fortement dans la cavité, et n'étant plus rattachées à l'ectoderme que par un prolongement mince. D'autres cellules mésoblas-

Digitized by Google

tiques, tout à fait identiques se trouvent libres dans la cavité du tronc, le plus souvent au voisinage de l'ébauche métasomique. Enfin, on rencontre toujours des cellules semblables à la surface des parties déjà constituées des feuillets mésoblastiques, tout particulièrement à la surface du septum, et cela toujours sur la face postérieure de celui-ci. A remarquer que sa face postérieure représente sa face superficielle, confinant au « cœlome » en voie d'édification, tandis que sa face antérieure doit être considérée comme profonde; en réalité, cependant, la minceur du septum est telle — son épaisseur n'atteint qu'une petite fraction de μ — que cette distinction entre ses deux faces est plus théorique que réelle. Cependant, il était intéressant de noter que les cellules mésenchymatiques libres qui s'observent sur le septum se trouvent toujours sur sa face postérieure. Sans pouvoir le démontrer d'une façon absolue, je considère comme probable que ces cellules contribuent à l'accroissement des membranes mésoblastiques; d'autre part, je ne puis leur assigner d'autre origine que la surface de l'ébauche métasomique, car cet endroit est le seul où l'on rencontre encore des cellules mésoblastiques peu différenciées, à caractères embryonnaires si l'on veut, paraissant susceptibles d'acquérir les qualités de cellules libres du mésenchyme d'abord, et d'éléments fixés par la suite.

Si, résumant ce long exposé, nous voulons caractériser le mode de formation de la cavité du tronc de l'Actinotroque, nous dirons que celle-ci dérive du blastocèle, le mésenchyme primaire de l'embryon prenant, dans la papille anale qui représente le tronc, des dispositions épithéliales, de façon à former une saccule cœlomique possédant cette particularité unique de rester, pendant toute la durée de son développement, largement ouverte, en avant, dans la cavité collaire, qui conserve ses caractères blastocéliens. La cavité du tronc ne se sépare complètement de la cavité collaire qu'au moment où ses feuillets splanchnique et somatique sont constitués, cela par formation du septum tronco-collaire qui se développe ventro-dorsalement; sa portion sous-intestinale étant formée la première, et de bonne heure, sa portion dorsale, la dernière.

Ce processus est-il primitif? Il est permis d'en douter, et il me semble que l'on peut y voir le résultat des modifications qu'a dû apporter dans le

Digitized by Google

développement le fait que le corps de l'adulte, ou métasome, se développe à l'intérieur du corps de la larve, ce qui doit être le résultat d'une adaptation. S'il était admis qu'à l'origine le métasome, soit qu'il représente un pédoncule ventral, soit qu'il représente un tronc, se développait en arrière du prosome, il est clair que la cavité du tronc se développerait à l'intérieur du métasome, et non pas en dehors de lui, comme c'est actuellement le cas. On peut, dès lors, se demander si, dans l'hypothèse du métasome se développant en dehors du corps de la larve, la cavité cœlomique de l'adulte n'aurait pas pris son origine par voie schizocélienne, au milieu d'un amas de cellules mésoblastiques. Le développement du métasome à l'intérieur du corps de la larve, tel qu'il s'effectue en fait, a pour effet de nécessiter le développement de la cavité du tronc autour du métasome, et non pas en son intérieur, c'est-à-dire que cette cavité se développe à l'intérieur du blastocèle larvaire. Des phénomènes de « tachygenèse » aidant, on comprendrait que le cœlome de l'adulte résultât d'une différenciation de ce blastocèle.

Il nous reste à examiner le mode de formation de la cavité cœlomique préseptale, représentant la cavité cœlomique du lophophore de l'adulte, et que nous appellerons dès maintenant cavité lophophorale (cav. loph.). Cette cavité, que l'on voit sur les figures 19, 21, 47, 48, 51, 54, 56 (*A. br.*) et 96, 109, 110, 111, 112, 126, 132 (*A. S.*), a été observée pour la première fois par Ikeda (23), et retrouvée nouvellement par Goodrich (17), qui en a donné d'excellentes figures. Le premier de ces auteurs ne nous dit rien quant au développement de cette cavité; le second nous dit que cette cavité se forme assez tard pendant la vie larvaire, quand le métasome est déjà bien développé, comme une fente entre les deux couches d'une étroite bande de mésoblaste adhérant intimement à la paroi du corps, juste en avant du septum en même temps qu'à la base des tentacules (17, p. 111).

Par suite de l'orientation de cette cavité tubulaire, qui entoure le corps en suivant la ligne d'insertion des tentacules, seules des coupes longitudinales peuvent nous permettre de suivre son développement, car elles nous la montrent en section transversale. Les figures 127 à 132 nous montrent des coupes sagittales médianes dans différents stades d'*A. Sabatieri*, tandis que les figures 114-115 et 126 s'appliquent à des coupes frontales.

Digitized by Google

L'examen comparatif de ces figures confirme purement et simplement l'explication de Goodrich (17). Dans les stades jeunes, nous voyons, en avant du septum, c'est-à-dire dans la cavité collaire, appliquée à la face profonde de l'ectoderme, et suivant la base d'insertion des tentacules, en arrière de celle-ci, une masse mésoblastique pleine, dont l'origine ne peut être établie d'une façon plus précise qu'en la ramenant aux cellules du mésenchyme primaire. La cavité n'apparaît pleine dans cette ébauche que fort tard, au moment où les tentacules définitifs se différencient; et, dès que les tentacules définitifs se creusent d'une cavité, la cavité lophophorale, ou une masse pleine de cellules en dépendant et la représentant, s'y prolonge. Chez *A. branchiata*, où la minceur des parois de la cavité cœlomique préseptale est extrême, j'ai cependant observé certaines images qui démontrent que le mode de formation de cette cavité est le même que chez *A. Sabatieri*. On pourra s'en convaincre en rapprochant les figures 24, 25, 28 et 29 (*A. br.*) de celles qui ont été énumérées à propos d'*A. Sabatieri*.

Le fait à retenir, c'est que la cavité lophophorale est close dès le début de son apparition, et qu'elle prend naissance au sein d'une ébauche mésoblastique pleine, résultant de la réunion d'éléments mésenchymatiques. La cavité cœlomique préseptale est un vrai schizocèle.

Cela étant, il me semble difficile de faire rentrer la cavité cœlomique postseptale dans une autre catégorie. Elle aussi représente théoriquement un schizocèle, dérivant, en fait, du blastocèle embryonnaire.

Organes urinaires.

Nos connaissances au sujet du développement des néphridies ont été tout récemment résumées par Goodrich (17, p. 115). Ainsi que le constate cet auteur, Ikeda (23) est le premier qui ait reconnu l'origine exacte de ces organes, tout au moins de leurs canaux excréteurs, aux dépens de la fossette ectoblastique qui se développe chez l'embryon, à la face ventrale, immédiatement sous l'anus (voir p. 13 ci-dessus), fossette déjà observée par Caldwell (8), mais prise par lui pour l'origine d'une paire de saccules cœlomiques.

Digitized by Google

Cette invagination de l'ectoblaste, impaire et médiane de par son origine, en même temps qu'elle s'approfondit, se bifurque en deux branches divergeant à partir de leur extrémité distale; l'ensemble de l'ébauche affecte donc la forme d'un V dont la pointe est située immédiatement en dessous de l'anus, les deux branches proéminant dans la cavité du corps embryonnaire, blastocèle, des deux côtés de l'intestin terminal. Ces tubules sont aveugles à leur extrémité interne. Sur celle-ci ne tardent pas à se différencier des cellules excrétrices, auxquelles Goodrich (17) applique le nom de « solénocytes », que nous adopterons aussi. Cet auteur, quoique n'ayant pas fait d'observations précises à ce sujet, est disposé à admettre que les solénocytes dérivent également de l'épiblaste (p. 116). Ikeda (23), par contre, pensait que les cellules excrétrices dérivent du mésenchyme, une hypothèse à laquelle Caldwell (7) était également arrivé. Moi-même (56), j'ai reconnu que la formation des organes urinaires est « intimement liée » à l'évolution de la fossette postérieure, mais, n'ayant pu établir si celle-ci ne donnait pas aussi, conformément à l'hypothèse de Caldwell, la cavité du tronc de la larve, je n'ai pas davantage pu éclaircir l'origine exacte des organes urinaires. Toujours est-il qu'il ne paraît pas avoir supposé que les cellules excrétrices pourraient avoir une origine différente des canaux excréteurs eux-mêmes.

Comme je le disais à propos de la « fossette postérieure » (p. 13), j'ai retrouvé cette invagination ectoblastique chez toutes les espèces dont j'ai examiné le développement embryonnaire, et il n'est pas douteux que, partout, elle donne, en se bifurquant, aux moins les canaux excréteurs des organes urinaires. Ce que nous avons vu du développement de la cavité du tronc de l'Actinotroque nous autorise, en outre, à affirmer positivement que cette invagination ectoblastique donne uniquement les organes urinaires et ne joue aucun rôle dans la formation du cœlome du tronc.

Dans la plupart des espèces, il semble que les ébauches des canaux urinaires sont tubulaires dès leur origine et renferment une cavité, cavité qui serait aussi, par le fait même, intercellulaire dès le début de sa formation. Chez *Phoronis Müllleri* (la forme adulte d'*A. branchiata*), dont je n'ai malheureusement pas pu suivre tous les stades embryonnaires, il ne

Digitized by Google

me paraît pas qu'il en soit ainsi. Ayant examiné *in toto* la très jeune *A. branchiata* dont la figure 26 nous montre une coupe oblique, intéressant précisément l'organe urinaire de l'un des côtés suivant la plus grande partie de sa longueur, j'avais, grâce à la grande transparence de cette espèce, pu reconnaître nettement l'ébauche urinaire, affectant encore la forme primitive d'un V dont la pointe est immédiatement sous-jacente à l'anus. Cet examen de la larve entière m'avait montré que les canaux urinaires étaient formés d'un très petit nombre de cellules alignées en une seule file. La figure 26 — coupe heureusement oblique, renfermant l'un des organes urinaires coupé suivant sa longueur, ou, plus exactement, non coupé, car il est tout entier dans la coupe, qui lui est parallèle — nous permet de vérifier ce fait, que le canal urinaire est formé d'une seule file de cellules. Sur la figure 27, s'appliquant à une coupe d'une larve plus avancée, l'un des canaux urinaires est coupé transversalement, non loin du point où il débouche à l'extérieur (autrement dit, où on le perd dans l'épiderme). Ce canal possède une cavité très nette, limitée par un contour fortement coloré. Cette cavité est creusée dans une masse cellulaire ne nous montrant, à ce niveau, qu'un noyau : c'est celui qui est visible sur la figure; en baissant la vis du microscope, on peut toutefois en discerner un autre, situé plus bas. En l'état actuel des choses, je ne saurais décider si cette cavité est intercellulaire, ou bien, au contraire, intracellulaire. Il est certain que, plus tard, ces canaux sont nettement intercellulaires, comme on le voit sur les figures 49 et 54 (*A. br.*), mais on ne peut pas en conclure qu'ils sont tels dès le début, attendu que, chez certains Annélides, on a constaté que les canaux urinaires, d'abord intracellulaires, devenaient par la suite intercellulaires. Du moins est-ce ainsi que l'on a traduit les transformations subies par ces organes. En réalité, on peut se demander si une cavité soi-disant logée dans une cellule, c'est-à-dire dont une cellule forme toute la paroi, n'est pas toujours plutôt entourée par cette cellule que creusée en son intérieur, et il me semble qu'il y a plus de raisons pour admettre que les cavités des canaux urinaires d'*A. branchiata* sont intercellulaires dès le début, qu'intracellulaires d'abord, puis intercellulaires. En fait, nous sommes là dans le domaine des interprétations.

Digitized by Google

Tandis que, au début du développement, les canaux urinaires débouchaient en un même point, immédiatement sous l'anus, leurs orifices extérieurs s'écartent l'un de l'autre, gagnant vers les faces latérales, en même temps que la papille anale, grandissant, éloigne de plus en plus l'anus du point de la ligne médio-ventrale où débouchaient autrefois les canaux urinaires. Les détails sur la manière dont se fait le dédoublement de l'orifice primitif de l'ébauche urinaire, impair et médian, et commun aux deux organes, en deux orifices distincts, ne sont pas connus.

L'un des premiers résultats du développement de la cavité cœlomique du tronc de l'Actinotroque, c'est le recouvrement des canaux excréteurs par la somatopleure en voie d'organisation. Ce feuillet se réfléchit dans la portion sous-intestinale du septum tronco-collaire, dont la formation est précoce, de telle sorte que les canaux urinaires, emprisonnés entre la somatopleure et l'ectoderme, se terminent librement par leurs cellules excrétrices, dans la cavité préseptale [fig. 29, 30, 32, 34, 39 (*A. br.*), 115 (*A. S.*)].

Quant à l'origine de ces cellules excrétrices, ou solénocytes, je ne puis la résoudre et dois me borner à constater que, l'origine des canaux aux dépens du feuillet externe étant établie, je ne vois pas de raisons pour supposer que les solénocytes auraient une autre origine. Du moins n'ai-je pas rencontré d'images tendant à démontrer l'origine de ceux-ci aux dépens de cellules mésoblastiques, et il faut bien reconnaître qu'Ikeda (23) n'a pas non plus apporté de figures démonstratives à l'appui de son opinion, d'après laquelle les solénocytes auraient cette origine mésoblastique.

Les figures 11 à 13 ci-jointes sont trois coupes frontales dans une très jeune *A. branchiata*, suivies dorso-ventralement. La première intéresse l'estomac et l'intestin terminal suivant leur longueur. La seconde passe par l'orifice externe du canal urinaire droit; tandis que la troisième (fig. 13) renferme le reste de cet organe. Ces figures, montrant les néphridies à un stade très peu avancé, me paraissent plutôt en faveur de l'origine ectoblastique des solénocytes, mais je dois reconnaître qu'elles ne sont pas décisives du tout. Jusqu'à présent, je n'ai rien observé de plus probant.

Digitized by Google

Système sanguin.

Tout récemment, Lang (29) a synthétisé comme suit les faits établis, ou considérés comme tels, du développement du système vasculaire des *Phoronis :*

42.

« Die Verhältnisse der Phoronidea zeigen auf das schönste, dass alle Hauptgefässe nur Ausfaltungen der Muskel- und Peritonealwand des Darmes (genauer des Darmblutsinus) sind, die sich vollständig oder unvollständig abschnüren können. Die beiden Hauptgefässe zeigen dieselben Beziehungen zu den Mesenterien und zum Darmblutsinus (Darmgefässnetz) wie das Rücken- und das Bauchgefäss der Anneliden » (p. 402).

Il est, en effet, établi que toute la partie du système vasculaire qui siège dans le tronc a l'origine indiquée par Lang; le réseau péristomacal et les deux vaisseaux longitudinaux résultent de différenciations de l'espace compris entre le tube digestif et la splanchnopleure; les vaisseaux ne sont autre chose que des replis de la splanchnopleure, qui peuvent s'écarter secondairement du tube digestif au point de ne plus être en rapport direct avec lui, des rapports indirects subsistant par l'intermédiaire d'un mésentère assurant la continuité de la paroi du vaisseau avec la splanchnopleure. Quant à la portion de l'appareil vasculaire qui siège dans le lophophore de l'adulte, la seule portion de l'appareil qui soit en contact avec l'ectoderme, et la seule probablement à laquelle soit dévolue la fonction de l'hématose, quant à cette portion, elle dérive directement du blastocèle embryonnaire; elle n'est autre chose que la cavité collaire de l'Actinotroque, ainsi qu'Ikeda (23) l'a définitivement démontré. Ces deux portions de l'appareil circulatoire, différentes par leur origine, leurs rapports avec les organes de l'adulte, et très probablement leur fonction, n'en représentent pas moins l'une et l'autre des parties du blastocèle; la cavité collaire de la larve est, en effet, en communication ouverte avec les espaces existant, dans la région du tronc, entre la splanchnopleure et le tube digestif. C'est ce qui permet,

Digitized by Google

au moment de la métamorphose, le passage des globules sanguins libres dans la cavité collaire dans les vaisseaux préformés de l'adulte.

Un point important, sur lequel je crois qu'il y a malentendu, est celui de l'origine des deux vaisseaux longitudinaux. Lang (29) nous dit que leurs rapports sont les mêmes que ceux des vaisseaux dorsal et ventral des Annélides, c'est-à-dire, sans doute, que, de par leur origine, le premier est médio-dorsal et siège dans le mésentère dorsal, tandis que le second serait médio-ventral et siégerait dans le mésentère ventral. De son côté, Cori (10) a considéré les deux vaisseaux longitudinaux de l'adulte comme étant, l'un, médian (et dorsal par rapport à la branche descendante du tube digestif), l'autre, latéral, vu qu'il est situé nettement à gauche du plan médian. Mais Cori remarque expressément que cette qualité du vaisseau latéral de se trouver hors du plan médian est secondaire : « Beim eben verwandelten Wurme hingegen liegt das Lateralgefäss ebenfalls in der Medianebene, aber an der konvexen Seite des Darmschenkels » (p. 542), ce qui veut dire que le vaisseau latéral serait bien, comme le pense Lang (29), médio-ventral à l'origine.

La plupart des auteurs qui ont étudié le développement des *Phoronis* n'ont reconnu, chez l'Actinotroque, qu'un vaisseau préformé : le vaisseau médio-dorsal. C'est le cas pour Caldwell (7) et Ikeda (23) notamment. Par contre, anciennement, Schneider (57) a reconnu que, chez *A. branchiata,* les deux vaisseaux longitudinaux se forment à la face dorsale de l'estomac. Il nous dit que « ces vaisseaux dérivent d'un revêtement cellulaire de la paroi de l'intestin, ce revêtement n'étant qu'une étroite bande occupant la face dorsale de l'œsophage et de l'estomac. Cette bande répond aux deux vaisseaux. Elle est séparée en deux moitiés par une ligne longitudinale. Cette ébauche des vaisseaux est dès maintenant animée de contractions, etc. » Et Schneider nous donne des figures à l'appui de son exposé. Celui-ci est absolument conforme à la réalité des faits : chez *A. branchiata,* les deux vaisseaux longitudinaux se forment à la face dorsale de l'estomac. Il en est de même chez *A. Sabatieri,* et j'ajouterai que la figure 58*c* (pl. XXIX), publiée par Ikeda (23), m'autorise au moins à supposer que les choses se passent de la même façon chez l'*Actinotrocha,* type *D* de cet

Digitized by Google

auteur. Je considère comme très probable que, chez toutes les espèces, il en est ainsi, et que l'espace sanguin pris, chez le jeune ver résultant de la métamorphose, pour un vaisseau médio-ventral, représente une autre partie du système.

Suivons maintenant quelques étapes du développement de ces vaisseaux. Leur apparition présuppose l'existence de la splanchnopleure à la face dorsale de l'estomac. Aussi longtemps que ce feuillet est en voie d'édification, c'est-à-dire aussi longtemps que la cavité du tronc de la larve ne s'est pas encore complètement séparée de la cavité collaire, toute indication des vaisseaux longitudinaux manque complètement. Les figures 43 et 44 (*A. br.*) nous montrent la face dorsale de l'estomac d'une larve chez laquelle le septum tronco-collaire est encore incomplet. Nous constatons l'existence d'une splanchnopleure se terminant encore, en avant et sur les côtés, par des bords libres, non encore en continuité avec la somatopleure. La splanchnopleure est formée d'une assise unique de cellules mal individualisées et ne présentant de différenciations en aucun endroit. Passons maintenant à des stades chez lesquels le septum s'est complété, assurant la séparation absolue de la cavité du tronc et de la cavité collaire. La figure 69 (*A. br.*) représente de nouveau la face dorsale de l'estomac, la région médiane d'une coupe transversale ayant seule été représentée. Nous constatons l'existence d'un espace entre la face profonde des cellules intestinales et la splanchnopleure ; dans cet espace se trouve une cellule, qui n'est en continuité ni avec l'une ni avec l'autre de ces deux couches. A cet espace lacunaire, représentant la première ébauche du vaisseau médio-dorsal, répond toujours une différenciation de l'épithélium stomacal : la portion de cet épithélium qui forme le plancher de l'espace sanguin individualisé possède dès maintenant des noyaux allongés, tandis que l'on rencontre des noyaux arrondis dans le reste de l'étendue de la coupe. Il y a cette autre différence, que l'épithélium digestif devient cilié, dans cette région, tandis qu'il ne l'est pas sur tout le reste du pourtour de la coupe. Enfin, on observe, chez *A. branchiata*, exclusivement à la voûte de l'estomac, et répondant à la portion de la surface de cet organe qui est recouvert par la splanchnopleure, des cellules, probablement glandulaires, dont le contenu

Digitized by Google

se compose de granulations sphériques se colorant fortement (en noir par l'hématoxyline ferrique, en rose vif par l'éosine). Ces granulations, ou ces globules, sont représentés en noir sur les figures 69, 70, 71 et 72 (*A. br.*).

Si, ayant découvert à la face dorsale de l'estomac l'espace représentant la première ébauche du vaisseau médian, telle que nous la montre la figure 69, nous suivons la série des coupes transversales vers l'avant, nous verrons cet espace devenir de plus en plus considérable, jusqu'à acquérir les proportions d'une large fente, telle que nous la voyons sur la figure 70; l'espace sanguin renferme sur la coupe représentée cinq cellules bien distinctes. Mais ce qu'il importe de remarquer sur cette figure, c'est l'existence d'un second espace lacunaire, situé à gauche du plan médian (à droite sur la figure), siégeant également à la face dorsale de l'estomac. Cet espace, renfermant lui aussi une cellule, est moins développé que l'ébauche du vaisseau médian ne l'est à ce niveau; il est à peu près identique à ce qu'était cet espace lui-même sur la figure 69, coupe qui, nous l'avons dit, passe plus en arrière.

Si nous examinons maintenant des coupes transversales dans des larves plus avancées, chez lesquelles la métamorphose n'est plus éloignée, et suivons de nouveau les séries d'arrière en avant, nous avons successivement, chez une même larve : la splanchnopleure à la face dorsale de l'estomac, sans différenciations de l'espace plutôt virtuel compris entre l'endoderme et le mésoderme, état de choses répondant à ce que nous ont montré les figures 43 et 44; puis, plus en avant, une lacune médio-dorsale, comme sur la figure 69; plus en avant, la lacune médio-dorsale plus développée, et une lacune latérale gauche. Enfin, plus en avant encore, non loin de l'extrémité antérieure de l'estomac, un état de choses correspondant à la figure 71 : sur la ligne médio-dorsale, un grand espace semi-lunaire, ayant pour plancher la paroi du tube digestif et pour voûte la splanchnopleure soulevée, et, en dehors du plan médian, à quelque distance vers la gauche (vers la droite sur la figure) de ce premier espace, un second espace semblable quoiqu'un peu moins développé. L'espace lacunaire médio-dorsal est le vaisseau médian de l'adulte, fait reconnu par la plupart des auteurs; l'espace latéral gauche est le vaisseau latéral, dont la formation, à la voûte

Digitized by Google

de l'estomac, n'avait encore été observée que par Schneider (57). C'est un fait que l'on peut contrôler par l'étude de jeunes *Phoronis* obtenus par la métamorphose et fixés immédiatement après celle-ci [fig. 72, 86 et 87 (*A. br.*)]. Chez la larve de *Phoronis Sabatieri,* le processus est identique, ainsi que l'on peut s'en assurer en rapprochant des figures qui viennent d'être examinées, les figures 116 à 120 (*A. S.*). Chez cette espèce aussi, les deux vaisseaux longitudinaux de l'adulte se forment à la face dorsale de l'estomac de la larve. La figure 119 (*A. S.*) suffit à elle seule pour le démontrer : c'est une coupe transversale dans la région antérieure d'une larve fort avancée. Elle est retournée par rapport à la figure 71 (*A. br.*), à laquelle elle est directement comparable; c'est-à-dire que, sur la figure 119 (*A. S.*), les rapports ne sont pas renversés, cela parce que la série de coupes à laquelle elle appartient a été faite d'arrière en avant.

Si maintenant on compare mes figures 71 (*A. br.*) et 119 (*A. S.*) à la figure 58*c* d'Ikeda (23), on n'aura pas de peine à se convaincre que, là aussi, c'est-à-dire chez la larve que cet auteur désigne sous le nom de « type D », les deux vaisseaux longitudinaux se forment à la face dorsale de l'estomac.

Ce fait très particulier peut être considéré comme établi chez trois espèces au moins; d'autre part, je n'ai trouvé en nul endroit de preuve que, chez d'autres espèces, le « vaisseau latéral » fût primitivement médio-ventral.

Quant aux rapports que présentent les vaisseaux avec la cavité collaire, c'est sur des coupes sagittales médianes que nous pouvons le mieux les éclaircir. Les figures 76 (*A. br.*) et 122 (*A. S.*) sont empruntées à des coupes réalisant ces conditions. La première représente la région dorsale d'une coupe sagittale reproduite en entier sur la figure 18 : il s'agit d'une *A. branchiata* regardant à droite. Sur la figure 122, au contraire, nous avons la même région d'une *A. Sabatieri* regardant à gauche. De part et d'autre, nous voyons la splanchnopleure, qui recouvre la face dorsale de l'intestin, s'écarter de celui-ci vers le point où elle se réfléchit dans la portion dorsale du septum tronco-collaire, donnant ainsi naissance à un

Digitized by Google

espace compris entre elle et la paroi du tube digestif. Cet espace lacunaire, représentant une portion du blastocèle, est en continuité directe avec la cavité préseptale ou cavité collaire, qui, nous l'avons vu, n'est elle-même qu'une portion du blastocèle embryonnaire.

La comparaison d'un grand nombre de séries de coupes, tant transversales que longitudinales, démontre que les deux vaisseaux apparaissent de la même manière, n'étant que des lacunes spécialisées entre les faces profondes de l'épithélium stomacal et de la splanchnopleure. L'un des vaisseaux apparaît suivant la ligne médio-dorsale, l'autre, également à la face dorsale de l'estomac, mais à gauche du plan médian. Le vaisseau médian apparaît plus tôt que le vaisseau latéral, et son degré de différenciation est plus avancé, au moment de la métamorphose, que celui du vaisseau latéral, ce qui explique que le premier ait été généralement seul observé. Le vaisseau médian peut se suivre beaucoup plus loin en arrière que le vaisseau latéral, mais l'un comme l'autre finit par se perdre dans le sinus qui existe, le plus souvent à l'état de fente virtuelle, entre l'estomac et son revêtement mésodermique. En avant, le vaisseau médian a également une plus grande extension que le vaisseau latéral : il s'étend jusqu'en dessous de la limite antérieure de la cavité du tronc de la larve, c'est-à-dire aussi loin que le revêtement mésodermique de l'estomac; les coupes sagittales médianes nous ont montré, en effet, que son extrémité antérieure, autrement dit son point de débouché dans la cavité collaire, répond au septum tronco-collaire. Le vaisseau latéral a la même limite, mais il s'étend moins loin en avant, par suite de l'obliquité considérable du septum. La comparaison des figures 110 et 111 (*A. S.*), deux coupes transversales d'une même larve, nous fera bien comprendre cette disposition : sur la première figure, nous voyons les deux vaisseaux, tandis que sur la seconde on ne retrouve plus que le vaisseau médian, à la face dorsale de l'œsophage, vu que nous nous trouvons là immédiatement en avant du point où le vaisseau latéral débouche dans la cavité collaire.

Les vaisseaux, tant le latéral que le médian, sont toujours beaucoup plus différenciés [cavité plus vaste, paroi (repli de la splanchnopleure) plus épaisse, cellules contenues dans la cavité plus nombreuses] à leur extrémité

Digitized by Google

antérieure qu'à leur extrémité postérieure, où ils se perdent insensiblement dans le sinus péristomacal.

Que sont les cellules renfermées dans les vaisseaux dès leur apparition et quelle est leur origine? Sachant, d'une part, que les globules sanguins se forment librement dans la cavité collaire et ne passent dans les vaisseaux qu'au moment de la métamorphose, et, d'autre part, qu'il existe un endothélium vasculaire chez les *Phoronis* adultes, nous en arrivons à cette conclusion forcée, que les cellules occupant, chez l'Actinotroque, la cavité des vaisseaux sanguins sont destinées à donner l'endothélium de ces vaisseaux. Elles n'ont, en effet, jusqu'à présent nullement pris la disposition endothéliale. Nous nous trouvons donc en présence de cette question redoutable : celle de l'*origine de l'endothélium vasculaire.*

Ici, comme partout ailleurs, plusieurs hypothèses se présentent :

1° Les cellules endothéliales dérivent de la splanchnopleure;

2° Elles dérivent de cellules mésoblastiques libres dans la cavité collaire qui s'insinuent entre la splanchnopleure soulevée et l'épithélium digestif;

3° Elles dérivent de l'endoderme;

4° Elles ont une origine mixte.

Ce sont là, je pense, les seuls cas possibles. Nous allons les examiner l'un après l'autre.

1. — *Les cellules endothéliales dérivent-elles de la splanchnopleure?*

Nous remarquerons qu'à peine la splanchnopleure s'est-elle complétée à la face dorsale de l'estomac, les cellules qui la composent se multiplient activement; il se produit, suivant la ligne médio-dorsale de l'estomac, une prolifération active du revêtement splanchnopleural. Il arrive souvent [fig. 70 (*A. br.*)] que l'on observe des cellules mésenchymatiques libres au voisinage de l'endroit où la splanchnopleure est le siège de cette prolifération. Il est difficile de décider si ces cellules libres ont pris naissance aux dépens de la splanchnopleure, ou bien si, au contraire, elles viennent contribuer à son épaississement. La première hypothèse semblerait la plus vraisemblable, si nous n'avions pas vu, aux stades antérieurs, des cellules analogues venir contribuer à l'accroissement de la splanchnopleure. Nous

Digitized by Google

avons vu aussi qu'il était difficile d'attribuer à ces cellules libres un autre lieu d'origine que la surface du métasome, siège d'une abondante multiplication des cellules mésoblastiques (p. 31). Cela étant, il me paraît vraisemblable qu'ici aussi de nouvelles cellules mésenchymatiques contribuent à l'épaississement de la splanchnopleure.

Si les cellules endothéliales dérivent de la splanchnopleure, il faudrait admettre que, en même temps que ce feuillet se soulève pour donner naissance à l'espace lacunaire représentant la première ébauche vasculaire, des cellules se détacheraient de sa face profonde pour pénétrer dans cet espace. Malgré de longues recherches, je n'ai jamais pu trouver une seule figure démontrant que les choses se passent ainsi : ou bien il n'y a pas d'espace vasculaire, et pas de cellules, ou bien l'espace existe, et alors il renferme toujours des cellules endothéliales. Dans la figure 116 (*A. S.*), on pourrait jusqu'à un certain point penser que les cellules siégeant, dans la splanchnopleure, sur la ligne médio-dorsale, au contact immédiat de la face profonde de l'épithélium stomacal, représentent les futures cellules endothéliales, mais ce serait là une simple présomption!

2. — *Les cellules endothéliales sont-elles produites par des éléments mésoblastiques, d'abord libres dans la cavité collaire,* s'insinuant ensuite dans l'espace vasculaire?

Les coupes sagittales médianes [fig. 76 (*A. br.*) et 122 (*A. S.*)] sont bien faites pour inspirer cette idée : on voit l'espace vasculaire susintestinal en communication ouverte avec la cavité collaire, à tel point qu'il n'existe pas de limite nette entre ces deux parties du blastocèle; dans l'un comme dans l'autre espace se trouvent des cellules mésoblastiques à caractères embryonnaires, celles de ces cellules qui sont dans l'ébauche vasculaire représentant les cellules endothéliales. Le fait que les vaisseaux se développent d'avant en arrière, c'est-à-dire que l'espace, d'abord virtuel, qui est interposé entre la paroi de l'estomac et la splanchnopleure, se rouvre d'avant en arrière, ce fait rend assez vraisemblable l'origine des cellules endothéliales aux dépens de cellules libres dans la cavité collaire. Ces cellules, à en juger par l'activité dont elles paraissent faire preuve lors de

Digitized by Google

l'édification des revêtements mésodermiques, pénétreraient sans doute par des mouvements propres à la face inférieure de la splanchnopleure, contribuant peut-être à la soulever. Cette hypothèse est au moins aussi possible que la première, et je ne saurais, malheureusement, décider entre les deux.

3. — *Les cellules endothéliales dérivent-elles de l'endoderme?*

Immédiatement en dessous de l'ébauche du vaisseau dorsal, l'épithélium stomacal se creuse en une gouttière dont les caractères histologiques diffèrent de ceux que l'on observe dans le reste de l'étendue de l'épithélium. A la face dorsale de l'estomac, l'épithélium devient cilié; les noyaux s'y multiplient activement et deviennent allongés au lieu d'arrondis. Ils sont aussi beaucoup plus serrés que dans les régions latérales et ventrale. Comme le montrent les figures [fig. 116, 119, 122 (*A. S.*)], les mitoses sont particulièrement nombreuses dans l'épithélium digestif dans l'espace immédiatement sous-jacent à l'ébauche vasculaire. De là l'hypothèse que les cellules endothéliales pourraient provenir de l'épithélium stomacal. En réalité, cependant, ces mitoses s'expliquent amplement par la différenciation qu'est en train de subir l'épithélium de l'estomac, suivant la ligne médio-dorsale, et qui vient d'être indiquée. Je n'ai jamais observé aucune figure qui pût même tendre à faire croire que des cellules quitteraient l'endoderme pour pénétrer dans l'espace vasculaire et devenir cellules endothéliales. Par contre, si nous examinons la figure 119 (*A. S.*), nous verrons que les cellules endothéliales sont ici, dans le vaisseau médian, toutes en rapport avec la face profonde de la splanchnopleure, tandis que la face profonde de l'épithélium digestif est entièrement libre de ces cellules. Sans doute, cet état de choses peut-il être secondaire; toujours est-il qu'il ne plaide pas en faveur de l'origine endodermique de l'endothélium. Il n'y a donc, somme toute, aucune présomption sérieuse en faveur de cette origine.

4. — *Les cellules endothéliales ont-elles une origine mixte?*

Il y aurait de nouveau plusieurs cas dans cette hypothèse. Celui qui me paraît le plus difficile à écarter serait celui d'une origine double aux dépens

Digitized by Google

de la splanchnopleure et aux dépens des cellules libres de la cavité collaire, c'est-à-dire la réunion des hypothèses 1 et 2. Il est à peine besoin de dire que, n'ayant pu vérifier ni l'hypothèse 1 ni l'hypothèse 2, je suis encore moins en mesure de me prononcer au sujet du cas mixte.

De cet examen à résultat négatif relativement à l'origine de l'endothélium, nous pouvons cependant retenir ceci : c'est qu'il y a certaines indications en faveur de l'origine mésodermique de l'endothélium (que ce soit aux dépens de la splanchnopleure, ou de cellules libres dans la cavité collaire, ou bien encore des deux à la fois), tandis qu'il est difficile d'en trouver en faveur de l'origine endodermique.

Quant aux vaisseaux eux-mêmes, nous retiendrons qu'ils se forment tous les deux à la face dorsale de l'estomac : le vaisseau médian sur la ligne médiane, le vaisseau latéral du côté gauche. Il est intéressant de constater que le premier de ces vaisseaux, qui correspond au vaisseau afférent de l'adulte, apparaît plus tôt que le vaisseau latéral, et que son degré de différenciation est plus avancé, au moment de la métamorphose, que celui du vaisseau latéral.

Une autre question, relative au système vasculaire, c'est celle de l'*origine des globules sanguins.*

On sait depuis longtemps que les globules rouges du sang des *Phoronis* se développent chez la larve, librement dans la cavité collaire, où ils forment des amas dont le nombre et la position varient avec les espèces.

Chez *A. branchiata,* il y a deux de ces amas, disposés symétriquement immédiatement en avant du septum tronco-collaire, dans la région ventrale, chacun des amas de globules étant en contact avec les ramifications internes des organes urinaires [fig. 49 et 56 (*A. br.*)].

Chez *A. Sabatieri,* il existe trois amas globulaires : un impair et médian, également ventral, et qui correspond aux deux masses paires d'*A. branchiata.* Cet amas impair se voit sur les figures 96 et 109 (*A. S.*). Il y a en outre deux masses paires situées de part et d'autre du diverticule ventral unique de l'estomac [fig. 112 (*A. S.*)]. Roule (55) a reconnu l'existence de la masse impaire et ventrale, tandis qu'il a pris les amas pairs et latéraux

Digitized by Google

pour les organes urinaires. Sa figure 65, à rapprocher de ma figure 112, ne laisse aucun doute à cet égard.

On sait aussi, et il n'y a pas d'autre hypothèse vraisemblable, que les globules sanguins dérivent de cellules mésoblastiques. Cependant, Ikeda (23) est le seul auteur qui ait donné quelques détails sur le mode de développement des globules rouges des *Phoronis*. L'auteur japonais établit que les globules sanguins ne dérivent pas, ainsi que Caldwell (7) l'a supposé, de la splanchnopleure. Il convient de remarquer que Caldwell, qui a constaté la transformation de la cavité préseptale de l'Actinotroque en le vaisseau circulaire de l'adulte, n'en admet pas moins l'existence d'une splanchnopleure dans cette cavité. Il est vrai qu'il n'avait pas connaissance de la formation de la cavité cœlomique préseptale. C'est à Ikeda (23) que revient le mérite de la découverte de celle-ci, découverte qui venait, semble-t-il, établir que la cavité collaire est lacunaire. Aussi doit-on s'étonner de voir cet auteur attribuer à cette cavité un feuillet splanchnopleural. Je suis absolument d'accord avec Ikeda pour dire que les globules sanguins ne dérivent pas de la splanchnopleure : c'est évident *a priori*, parce qu'il n'y a pas de splanchnopleure dans la cavité collaire!

Ikeda fait remonter l'origine des globules rouges à des cellules mésoblastiques géantes, chargées de vitellus, qu'il observe libres dans la cavité du corps chez des stades très jeunes, ne possédant que quatre tentacules larvaires. Plus tard, dit-il, on n'observe plus ces cellules, et pas encore les masses globulaires, mais quelques cellules flottant librement dans la cavité collaire, et sa figure 46 (pl. XXVII) nous montre deux de ces cellules à l'intérieur de la cavité d'un tentacule larvaire. Ikeda trouve que ces cellules ressemblent beaucoup en dimension et en structure aux globules d'une larve beaucoup plus avancée. L'hypothèse d'Ikeda, c'est que ces cellules de la figure 46 dérivent des cellules mésoblastiques géantes des stades embryonnaires, et qu'elles sont appelées à donner, par de nombreuses divisions successives, les masses globulaires des stades ultérieurs.

En réalité, quoique les observations que j'ai pu faire sur cette question ne soient pas absolument décisives, je puis cependant affirmer que les choses ne se passent pas conformément à l'hypothèse d'Ikeda.

Digitized by Google

En ce qui concerne d'abord les cellules mésoblastiques géantes décrites par Ikeda chez de très jeunes larves, je ne les ai jamais observées, mais ne doute cependant pas qu'elles puissent se rencontrer. Je ne vois aucune raison pour leur attribuer une autre valeur que celle de cellules mésoblastiques primordiales, destinées à se diviser et à fournir des éléments au mésenchyme primaire, éléments dont une partie pourra par la suite donner aussi les globules sanguins. D'après moi, la différenciation des globules sanguins ne serait pas à beaucoup près aussi hâtive que le veut Ikeda.

Quant aux cellules qui se rencontrent entre le moment où les cellules géantes ont disparu et la formation des masses globulaires, cellules libres dans la cavité collaire et qu'Ikeda considère comme stades de transition, je suis à peu près certain qu'elles représentent, non pas des globules rouges, mais bien des *globules blancs*, dont l'existence n'a pas, je pense, été reconnue jusqu'ici. Et cependant leur existence et leur qualité de globules blancs est absolument manifeste, particulièrement chez *A. branchiata*. On les rencontre surtout dans la cavité collaire et spécialement dans les tentacules larvaires (fig. 47), mais aussi dans le lobe préoral (fig. 59) ou dans le sinus périanal (fig. 65), ou même dans la cavité du tronc (même figure, en haut). Les globules blancs sont nettement différents des globules rouges (fig. 66) : ils sont plus grands, leur noyau est plus irrégulier et moins colorable que celui des globules rouges. Enfin, le corps cellulaire de ces derniers se colore vivement par l'éosine, tandis que les globules blancs n'ont aucune affinité pour cette matière colorante. Les globules blancs se trouvent dès le début de la vie pélagique avec les caractères qu'ils affectent plus tard. Ils représentent des éléments du mésenchyme primaire spécialisés. Ils ne jouent certainement aucun rôle dans le développement des globules rouges. Je pense que les globules qu'Ikeda (23) a trouvés libres dans la cavité collaire avant qu'existent les masses globulaires, sont des globules blancs et non des globules rouges.

Si nous en arrivons au développement des globules rouges, je dois tout d'abord dire que je n'ai pu le suivre chez *A. branchiata*, et je me bornerai

Digitized by Google

donc à exposer les faits tels que je les ai observés chez *A. Sabatieri*. Nous avons vu que, chez cette espèce, les globules rouges sont réunis en trois masses, une impaire et médiane, ventrale, située immédiatement en avant du septum tronco-collaire (fig. 96), les deux autres, paires et latérales, siégeant de part et d'autre de l'extrémité antérieure de l'estomac (diverticule ventral). L'amas ventral ne se voit bien que sur les coupes sagittales, et c'est sur celles-ci que nous suivrons son développement. Les masses de globules antérieures se voient, au contraire, également bien sur les coupes transversales et frontales.

La figure 106 représente une coupe transversale au niveau du diverticule stomacal, montrant déjà un commencement de vacuolisation, chez la même larve que celle à laquelle s'appliquent les figures 104 et 105, coupes postérieures par rapport à celle que nous envisageons. Sur la coupe de la figure 106, nous voyons, un peu au-dessus du diverticule ventral de l'estomac, du côté gauche, trois cellules mésoblastiques appliquées contre l'ectoderme. Ces cellules représentent l'ébauche de l'une des masses latérales de globules rouges. Ces mêmes cellules, nous les retrouvons à l'endroit correspondant, sur des coupes frontales de larves du même âge, par exemple sur la coupe frontale dont la figure 121 nous représente une partie. Nous voyons là, à la face profonde de l'ectoderme, en regard de l'extrémité antérieure de l'estomac, une masse cellulaire mésoblastique, non différenciée encore, dans laquelle il est impossible de reconnaître les futurs globules rouges. Cependant, si nous passons, même sans intermédiaires, à un stade beaucoup plus avancé, par exemple à celui dont la figure 124 représente de nouveau une portion de coupe frontale, nous constatons ici la présence de globules nettement reconnaissables, et répondant par leur position aux cellules que nous avions observées au stade précédent. Nous avons d'ailleurs sur la figure 123 une coupe transversale au niveau du diverticule stomacal, et nous montrant, de part et d'autre de celui-ci, de grosses cellules mésoblastiques dérivant manifestement des amas cellulaires moins volumineux que nous avions observés au début sur la figure 106. La figure 125, qui représente une portion d'une coupe transversale voisine de celle dont la figure 112 nous donne

Digitized by Google

l'ensemble, et empruntée à une larve complètement développée, confirme, elle aussi, qu'il s'agit là des globules sanguins. Ainsi donc, sans entrer dans les détails des modifications histologiques, les amas antérieurs de globules dérivent de cellules mésoblastiques appliquées contre l'ectoderme, au niveau de l'extrémité postérieure de l'œsophage, la multiplication et la différenciation de ces cellules en globules ne se faisant que fort tard, quand le septum tronco-collaire est complètement formé.

En ce qui concerne la masse globulaire médio-ventrale, nous pouvons suivre son développement sur les mêmes coupes sagittales médianes que celles qui nous ont montré la formation de la cavité cœlomique préseptale. Nous avons vu que cette cavité prend son origine dans une masse pleine de cellules mésoblastiques appliquées contre l'ectoderme, immédiatement en avant du septum tronco-collaire. En réalité, cette masse cellulaire est appelée à donner en outre, sur la ligne médio-ventrale, naissance à des globules sanguins.

Sur la figure 127, nous voyons une masse mésoblastique dans la cavité collaire, représentant à la fois les parois de la cavité cœlomique antérieure et les cellules mères des globules sanguins. Sur la figure 128, ou mieux sur la figure 129, qui montre la même région à un plus fort grossissement, nous constatons que la masse cellulaire indifférente du stade précédent a donné naissance à des globules encore embryonnaires, qui ont perdu leur contact avec le feuillet externe; mais il reste deux cellules appliquées contre l'ectoderme, à noyaux plus petits que ceux des globules, et qui représentent l'ébauche de la cavité cœlomique préseptale. La comparaison de la figure 129 avec la figure 131, stade plus avancé, nous montre que c'est bien ainsi que les choses doivent être interprétées. La subdivision de la masse cellulaire primitive et non différenciée, que nous avons vue sur la figure 127, en une masse qui conserve ses rapports avec l'ectoderme et qui donnera la cavité cœlomique préseptale, et en un certain nombre de globules, est absolument manifeste sur cette figure 131. Les globules n'ont plus qu'à se multiplier, et la cavité cœlomique à apparaître dans l'ébauche pleine qui la représente, pour que le stade définitif, tel que nous le voyons sur la figure 132, soit atteint.

Digitized by Google

C'est un fait assurément intéressant que cette origine des globules rouges et de la cavité cœlomique préseptale aux dépens d'une ébauche commune. Cette cavité ne se développant que fort tard, au moment où les tentacules définitifs font leur apparition, autorise certainement à se demander si le développement de cette seconde rangée de tentacules et la formation de la cavité cœlomique qui se prolonge en leur intérieur ne sont pas uniquement provoqués par l'entrée en fonction du système vasculaire après la métamorphose, qui exige que les espaces sanguins, vastes et lacunaires chez la larve, soient réduits, par le développement d'une cavité secondaire, au rang d'espaces rétropéritonéaux, le feuillet mésoblastique fournissant d'ailleurs une paroi contractile aux vaisseaux individualisés. La raison d'être de la formation de la cavité cœlomique préseptale, ce serait l'édification du système sanguin lophophoral, et l'apparition tardive de cette cavité ne me paraît s'expliquer que par cette hypothèse.

Si vraiment nous ne devons voir dans la cavité cœlomique préseptale qu'un sac dont les parois sont destinées à fournir les parois du système vasculaire lophophoral, il serait peu étonnant de voir les globules rouges et cette cavité qui se développe en dehors d'eux, prendre naissance aux dépens d'une même masse cellulaire.

En définitive, l'idée que donne l'étude des modifications subies par les cavités du corps de l'Actinotroque et de l'édification du système vasculaire, c'est que la grande importance que le système vasculaire a prise chez les *Phoronis* a excercé une grande influence sur le mode de développement des cavités du corps de cet animal. Or, on peut certainement admettre que ce grand développement du système vasculaire est secondaire et le résultat de la vie tubicole. Dès lors, si nous tenons, d'autre part, compte de l'influence considérable que doit avoir, sur le développement des cavités, le fait que le métasome se développe à l'intérieur du corps de la larve, nous en arrivons à la conclusion, que le mode de formation des cavités cœlomiques des *Phoronis* doit être fortement altéré et de peu de valeur pour la discussion des affinités de ce genre. Le système vasculaire est d'ailleurs aussi l'une des particularités anatomiques les plus gênantes pour l'éclaircissement de la parenté des *Phoronis*.

Digitized by Google

III. — ANATOMIE DE L'ACTINOTROQUE.

Cavités du corps.

Masterman (39) a décrit chez l'Actinotroque l'existence de cinq cavités cœlomiques : une impaire et médiane, antérieure, pour le lobe préoral, deux pour la région collaire, deux pour la région du tronc; il y aurait deux septums transversaux complets : l'un séparant la cavité préorale de la cavité collaire, l'autre séparant cette dernière cavité de la cavité du tronc. Les recherches de Caldwell (7) avaient déjà établi l'existence du septum tronco-collaire, et ce septum a été retrouvé par tous les auteurs ultérieurs, sauf Roule (55). Or, j'ai pu vérifier que le septum tronco-collaire existe également chez l'espèce étudiée par cet auteur (*A. Sabatieri*), mais, chez cette espèce comme chez *A. branchiata,* comme chez celles étudiées par Caldwell (7), Ikeda (23) et Goodrich (17), nous pouvons dire chez toutes les espèces, ce septum est le seul qui existe.

Il n'existe qu'un septum, le septum tronco-collaire, inséré obliquement suivant la ligne d'insertion des tentacules (de haut en bas et d'avant en arrière), qui sépare une grande cavité, commune au lobe préoral et à la région collaire, d'une autre grande cavité, logée dans le tronc. La cavité préseptale est hœmocélique et représente le blastocèle persistant; la cavité postseptale est cœlomique. En avant du septum, et suivant son insertion à la paroi du corps, se trouve une cavité circulaire, qui représente le cœlome préseptal ou lophophoral.

La question de savoir si la cavité préseptale est complètement subdivisée en une cavité préorale et une cavité collaire n'a été résolue par l'affirmative que par Masterman (39), dont aucune figure réelle ne démontre l'exactitude de cette interprétation. Menon (49), ainsi que le remarque Goodrich (17, p. 109), quoique se prononçant en faveur de l'interprétation de Masterman, n'apporte aucune preuve nouvelle de son exactitude. Quand il a constaté que la cavité préorale renferme parfois des globules sanguins, on peut s'étonner de le voir exprimer l'avis que la nature de cette cavité est difficile à élucider.

Digitized by Google

En réalité, ainsi que l'ont montré Caldwell (7), Ikeda (23), Goodrich (17) et moi (56), la séparation entre les deux cavités est incomplète. Je n'énumère même pas celles de mes figures qui démontrent à nouveau ce fait établi, elles sont trop nombreuses.

Goodrich (17) émettait récemment l'opinion que : « The possibility of the existence at a very early stage of a separate pre-oral cœlom, coming into secondary continuity with the pre-septal haemocœl through the breaking down of an originally complete anterior septum, has not been perhaps entirely excluded; ... » (p. 118). Ce que nous avons vu du développement nous autorise à affirmer que l'unité de la cavité préseptale est bien primitive et non secondaire.

Pour la commodité du langage, nous continuerons cependant à parler de cavité préorale et de cavité collaire; nous avons suffisamment insisté sur le fait que ces cavités communiquent largement entre elles pour que toute équivoque soit impossible.

L'une des particularités intéressantes de la cavité préorale, ce serait, d'après Masterman (39), qu'elle est traversée par de nombreuses fibres musculaires. Or, ces fibres musculaires n'existent pas comme telles : il n'y a en leur place que de très minces fibres mésenchymatiques, ne se colorant absolument pas par des méthodes qui mettent en évidence, sur les mêmes coupes, les véritables fibres musculaires. Ikeda (23) et Goodrich (17) ne parlent également que de fibres mésenchymatiques, mais il importait de vérifier et de relever le fait, à cause de l'importance que Masterman lui a attribuée (voir plus loin).

Un autre point de l'exposé de Masterman (39), c'est l'existence des pores préoraux, qui siégeraient à la face dorsale, de part et d'autre du ganglion nerveux. Tout nouvellement encore, Masterman (47) maintient qu'ils existent. Contentons-nous de remarquer qu'ils n'ont été observés ni par Ikeda (23), ni par Menon (49), ni par Goodrich (17), et que je les ai moi-même cherchés en vain. Goodrich est même absolument catégorique à cet égard : il déclare formellement qu'ils n'existent pas. Je crois aussi qu'il faut être formel sur ce point : les pores collaires n'existent pas et ne peuvent pas exister, la cavité qu'ils feraient communiquer avec l'extérieur,

Digitized by Google

et à laquelle Masterman (39) attribue la valeur d'une cavité cœlomique, étant hœmocélique en réalité. Masterman n'a d'ailleurs donné aucune figure montrant ces pores en communication avec la cavité préorale. Tout tend à faire croire qu'il s'est trouvé en présence de culs-de-sac ectodermiques, pouvant donner, en coupe, l'illusion d'un canalicule; sur les larves fixées, le ganglion est presque toujours tiré vers le bas, et il en résulte qu'il siége dans une dépression surtout profonde vers les côtés, là où Masterman a décrit les pores collaires [voir fig. 45 (*A. br.*)].

En ce qui concerne le sinus sous-neural, décrit par Masterman en dessous du ganglion, Ikeda (23) a démontré à l'évidence sa non-existence en tant qu'espace clos; il n'y a là rien de plus qu'un récessus de la cavité préorale, ainsi que cet auteur l'a appelé; fait vérifié par Goodrich (17) et que je ne puis, à mon tour, que corroborer. Voyant dans la cavité préorale une cavité cœlomique, Masterman (39) attribue au sinus sous-neural la valeur d'un espace hœmocélique; celui-ci serait en communication directe avec le vaisseau dorsal. Or il est surabondamment établi que ce vaisseau s'ouvre directement dans la cavité collaire!

Si nous passons à la cavité collaire, Masterman (39) a considéré que celle-ci était occupée par deux vésicules cœlomiques, séparées du côté dorsal comme du côté ventral par un mésentère médian. Il est juste de dire que l'auteur lui-même ne nous a pas montré ces mésentères, et il y a accord unanime entre les autres auteurs pour reconnaître que la cavité collaire est indivise.

Ikeda (23), bien que, par sa découverte de la cavité cœlomique lophophorale, il eût établi définitivement que la cavité collaire se transforme en le vaisseau circulaire de l'adulte, ce qui démontrait sa nature hœmocélique, n'en n'admet pas moins l'existence d'une « splanchnopleure » formant la paroi de cette cavité. Bien que n'ayant pas connaissance de la cavité cœlomique lophophorale, j'en étais déjà arrivé à la conclusion, que la cavité collaire est de nature blastocélienne, et je remarque expressément que, comme telle, elle est dépourvue de revêtements mésodermiques continus (56, p. 583). De son côté, Goodrich (17) nous dit : « The epithelium lining this cavity (la cavité collaire) is not as distinct as that of the

Digitized by Google

cœlomic cavities, and in some regions is but irregularly if at all developed » (p. 112). Et la figure 13 de Goodrich, correspondant en tous points à ma figure 111 (*A. S.*), est absolument démonstrative à cet égard : les parties du tube digestif qui confinent au bastocèle sont dépourvues de revêtements mésodermiques. Que l'on s'en rapporte d'ailleurs à mes figures, sur lesquelles une importance particulière a été donnée aux éléments mésodermiques : jamais l'un deux n'a été laissé de côté à la surface du tube digestif, mais jamais non plus je n'en ai ajouté, comme il arrive trop fréquemment à des auteurs qui, soupçonnant quelque part un feuillet continu, représentent, de très bonne foi d'ailleurs, des noyaux plats équidistants à la surface de l'organe qu'il s'agit de montrer tapissé par une couche péritonéale! On se trouve alors en présence de figures « trop soignées ».

Que l'on examine, par exemple, les coupes transversales dans la région collaire que nous montrent les figures 46, 47, 48, 49 et 51 (*A. br.*), ou bien la coupe sagittale figure 18 (*A. br.*), et l'on n'aura pas de peine à se convaincre que la splanchnopleure, qui existe à la face dorsale de l'estomac, là où celui-ci est recouvert par la cavité cœlomique du tronc, manque totalement dans la cavité collaire, en d'autres termes que la face profonde de l'épithélium stomacal n'a aucun revêtement mésodermique, mais est en contact immédiat avec la cavité collaire, hœmocélique.

Quel est donc l'état du mésoblaste dans la cavité préseptale? Il est représenté par un mésenchyme très peu abondant et très lâche, un peu plus serré dans la cavité préorale et dans les tentacules larvaires que dans les autres parties de son étendue. Mais, dans toute la cavité préseptale, il est condensé à la face profonde de l'ectoderme, paroi du corps et œsophage, où il donne naissance à des fibres musculaires. C'est sur l'œsophage que cette couche se développe le plus, et elle constitue là un feuillet qui se comporte à la façon d'une véritable splanchnopleure, avec cette réserve toutefois, qu'à aucun moment un mésentère ne la rattache à la paroi du corps. Sur celle-ci, il est difficile de décider si le revêtement est complet, c'est-à-dire si nous avons là aussi une sorte de couche épithélio-musculaire, ou bien seulement des fibres musculaires indépendantes. Toujours est-il que, de par

Digitized by Google

son mode de développement, en considération du manque certainement absolu de splanchnopleure à la face profonde de l'estomac, et du sort qui lui est réservé dans l'édification du système vasculaire, la cavité préseptale a la valeur morphologique d'un blastocèle, et que nous ne pouvons pas appliquer les termes de somatopleure au feuillet, probablement discontinu, qui tapisse la face profonde de l'ectoderme, ni de splanchnopleure au feuillet tapissant l'œsophage, bien qu'il s'agisse là d'une couche continue. Nous ne devons voir dans ces couches que des condensations du mésenchyme destinées à fournir les éléments musculaires là où leur secours était nécessaire.

Nous reviendrons plus loin sur le système musculaire.

En fait d'éléments mésoblastiques siégeant dans la cavité collaire, il faut encore signaler les globules sanguins : les globules rouges, agglutinés en plusieurs masses qui ne se résolvent qu'au moment de la métamorphose; et les globules blancs, libres dans cette cavité dès les stades jeunes.

Enfin, directement baignés par la cavité collaire, se trouvent encore les organes urinaires. Nous avons vu plus haut que, si l'origine de leurs canaux excréteurs aux dépens de l'ectoblaste est établie, l'origine des solénocytes reste douteuse; l'origine mésodermique de ces cellules est une possibilité qui a été admise par plusieurs, mais non démontrée.

Le caractère essentiel de la cavité collaire, c'est le manque absolu de revêtement mésodermique sur l'estomac. Ce manque, nous le verrons, est d'ailleurs nécessaire pour l'édification du système sanguin : il est absolument clair que la cavité collaire, blastocèle, ne peut être en continuité avec le sinus péristomacal, autre partie du blastocèle, emprisonnée entre l'estomac et le feuillet splanchnique du sac cœlomique du tronc, que si la cavité collaire est dépourvue de splanchnopleure! Autrement dit, il faut qu'à partir du point où la splanchnopleure qui existe dans la cavité du tronc se réfléchit dans le septum tronco-collaire, il n'y ait plus de mésoblaste sur l'estomac. Or, c'est cette disposition qui est réalisée, et l'on ne saurait trop le répéter si l'on veut se faire une idée nette de l'anatomie de l'Actinotroque et de sa métamorphose.

La cavité cœlomique du tronc est une cavité cœlomique typique. Cela

Digitized by Google

au point de vue des dispositions qu'elle réalise une fois édifiée; nous avons montré que son origine est aberrante, attendu qu'elle n'est, en fait, qu'une portion modifiée du blastocèle. Mais nous n'avons à nous placer ici qu'au point de vue de ses caractères définitifs. Elle constitue un sac entièrement clos, sans communication d'aucune sorte, ni avec la cavité préseptale, ni avec l'extérieur. En arrière du point occupé par les tentacules ventraux, elle entoure complètement l'intestin; elle l'entoure à la façon d'un sac qui chevaucherait sur cet organe et qui en arriverait à se rejoindre à lui-même en dessous de celui-ci, d'où formation du mésentère ventral, le seul qui existe. L'intestin terminal et la portion postérieure de l'estomac se trouvent ainsi complètement entourés par la cavité cœlomique. Mais cette cavité, qui en arrière entourait complètement le tube digestif, s'étend également vers l'avant, mais en l'entourant de moins en moins, de telle sorte que, si on la suit d'arrière en avant, on la voit bientôt confinée aux faces latérales et dorsale de l'estomac, comme sur la figure 49, puis à la face dorsale seulement (fig. 47), la cavité devenant de plus en plus étroite et se prolongeant jusqu'à l'extrémité antérieure de l'estomac, ou même jusque sur la portion postérieure de l'œsophage (fig. 46).

Masterman (39) a, à un moment donné, décrit et figuré, à l'extrémité postérieure de la larve, une portion incomplètement séparée de la cavité du tronc, espaces dans lesquels il croyait apercevoir une paire de néphridies postérieures, hypothèse qu'il a d'ailleurs abandonnée avec raison. Contestant, de mon côté, l'existence de ces espaces, j'ai (56, p. 588) émis l'avis qu'il n'existait là que des brides mésentériques incomplètes. Goodrich (17) pense que ces brides elles-mêmes n'existent pas. Or, j'ai constaté que, chez *A. branchiata*, l'existence d'un trabécule mésentérique dorso-ventral, à l'extrémité postérieure de l'intestin et à la face dorsale de celui-ci, est absolument constante. Il se voit très bien dans la figure 64, portion de coupe sagittale médiane dans une larve dont la face ventrale est à droite. La coupe renferme une portion du mésentère ventral et le trabécule dont il vient d'être question. Il est toujours peu étendu, ne se trouvant que sur deux ou trois coupes. Peut-être a-t-il un peu plus d'extension chez d'autres

Digitized by Google

espèces, par exemple chez celles chez lesquelles Menon (49) décrit en cet endroit un mésentère dorsal sans extension antéro-postérieure. En tout cas, sur une coupe sagittale telle que la figure 64, cette petite bride mésentérique donne l'illusion de l'existence, dans la partie postérieure, d'une portion séparée de la cavité cœlomique. C'est cette apparence qui avait induit Masterman (39) en erreur.

Une question indépendante de ces portions soi-disant séparées de la cavité cœlomique, c'est celle de l'existence d'un sinus périanal, également signalé pour la première fois par Masterman (39) et qui, d'après lui, ferait partie du système sanguin de la larve. Ikeda (23) émet l'avis que cet espace est le résultat d'un décollement accidentel (p. 547). Par contre, Menon (49) admet l'existence de cet espace lacunaire, renfermant des cellules, dit-il; et Goodrich (17) montre de son côté que cet espace a une existence bien réelle. C'est ce dont les figures 63 à 65, coupes longitudinales, nous convaincront particulièrement bien. Nous voyons qu'il s'agit d'un espace annulaire, résultant du manque de contiguïté entre l'ectoderme du cercle ciliaire périanal et la somatopleure. Il s'agit donc bien d'un espace lacunaire, représentant, comme toutes les parties du système sanguin, une partie du blastocèle, et la seule considération qui puisse nous empêcher de le considérer, avec Masterman (39), comme une partie du système vasculaire, c'est qu'il est sans rapports avec les espaces destinés à donner ce système.

Ce sinus n'a pas grande importance par lui-même; il est surtout intéressant par sa paroi mésodermique, la somatopleure, que nous n'avons nulle part ailleurs la faculté de distinguer aussi nettement. Sur la figure 65, fortement grossie, nous pouvons nous rendre compte de la minceur extrême de cette membrane et du petit nombre de cellules qui lui appartiennent. Nous nous représenterons facilement que, dans les endroits où elle est en contiguïté intime avec la face interne de l'ectoderme, on ne peut la mettre en évidence. Seules, les fibres musculaires auxquelles elle donne naissance démontrent alors son existence.

Digitized by Google

Système musculaire.

Nous examinerons la disposition des muscles principalement chez *A. branchiata*, où la différenciation histologique est poussée beaucoup plus loin que chez *A. Sabatieri*.

A part une paire de muscles rétracteurs longitudinaux, qui traversent la cavité collaire (fig. 48 et 56), toutes les fibres musculaires de l'Actinotroque se trouvent à la face profonde de l'ectoderme : c'est-à-dire que la paroi du corps et la paroi de l'œsophage possèdent seules une tunique musculaire, très différemment développée d'ailleurs suivant les endroits que l'on examine. D'une façon générale, les fibres musculaires sont plus développées dans la cavité du tronc — cœlomique — que dans la cavité collaire — blastocélienne, ce qui s'explique par l'existence d'une somatopleure complète dans la première de ces cavités et par son manque dans la seconde. La figure 62 nous montre une petite portion de la paroi du tronc, en vue superficielle; elle permet de reconnaître l'existence de deux systèmes de fibres : les unes transversales, plus faibles, les autres longitudinales, beaucoup plus fortes et plus nombreuses (1). Sur la figure 67, nous voyons un seul système de fibres, peu nombreuses et minces; il s'agit de fibres transversales appartenant à la région collaire. Pas plus dans un cas que dans l'autre, je n'ai pu mettre en évidence les noyaux appartenant à la couche musculaire. La coloration employée, — l'hématoxyline ferrique, — qui colore si bien les éléments musculaires, au point de faire apparaître nettement le moindre filet musculaire, a l'inconvénient de ne colorer, dans ces conditions, qu'une ou deux granulations des noyaux. Ceux de la région collaire, où l'épiderme est relativement épais, se voient très bien, tandis que dans la région du tronc (fig. 62), dont l'épiderme est extraordinairement mince et dont les noyaux, de forme très irrégulière, sont très pauvres en chromatine, les noyaux ne sont représentés que par les granulations visibles là où les fibres musculaires manquent dans la coupe.

(1) Les fibres transversales sont disposées à l'extérieur des fibres longitudinales.

Digitized by Google

Un fait très particulier, reconnaissable sur la figure 76, coupe sagittale médiane, dont la portion dorsale a seule été représentée, c'est que les fibres musculaires longitudinales, développées à la face profonde de l'ectoderme dorsal aux dépens de la somatopleure, ne s'arrêtent pas au septum tronco-collaire, mais passent outre, se prolongeant bien plus loin en avant, à tel point que nous les retrouvons dans le lobe préoral, des deux côtés du ganglion nerveux, comme le montre particulièrement bien une coupe transversale (fig. 58). Ce fait s'explique par cette circonstance que, comme nous l'avons vu, la cavité du tronc se développe en communication ouverte avec la cavité collaire, la séparation définitive ne se faisant que fort tard, quand les muscles longitudinaux existent déjà. Comme les figures 41 à 44 nous l'ont montré avec évidence, la différenciation des parois de la cavité cœlomique précède l'individualisation de cette cavité. La couche musculaire longitudinale qui appartient en propre à la somatopleure de cette cavité se développe exactement, en largeur, dans la région qui formera la paroi dorsale de cette cavité; tandis que les fibres musculaires continuent à se développer vers l'avant jusqu'au delà du point qui représente la limite antérieure de cette cavité; d'où la disposition de la figure 76.

La couche musculaire longitudinale, qui existe à la face dorsale, a donc ce caractère peu commun de se trouver en contact, en arrière du septum, avec une cavité cœlomique, et en avant du septum, avec le blastocèle. L'origine du cœlome du tronc aux dépens du blastocèle permet seule de comprendre cette disposition.

A part ces fibres longitudinales, qui se trouvent à sa face dorsale, au contact de l'épiderme, et qui sont en continuité directe avec les fibres musculaires de la paroi du tronc, le lobe préoral ne renferme que bien peu d'éléments musculaires. Les plus importants sont représentés par quelques fibres qui suivent le bord libre du capuchon céphalique; on les voit sur la figure 59. J'ai déjà signalé que les fibres qui traversent la cavité préorale, et que Masterman (39) considérait comme musculaires, ne sont en réalité que de nature mésenchymatique, ce qui est d'accord avec l'opinion d'Ikeda (23) et Goodrich (17). Je trouve d'ailleurs ce mésenchyme excessivement peu développé, surtout si l'on évite de s'en rapporter à des larves

Digitized by Google

fixées à l'acide chromique, qui précipite et coagule le plasma de cette cavité, pouvant donner l'illusion d'un substratum solide beaucoup plus considérable que les autres réactifs.

Après fixation avec des liquides à base de sublimé par exemple, et quelles que fussent les méthodes de coloration employées, je n'ai jamais observé, dans la cavité collaire, que des fibres mésenchymatiques très peu nombreuses et très ténues, sans analogie aucune avec les éléments musculaires. C'est ce dont on peut se rendre compte sur les figures 45 et 46, où le degré de visibilité de ce mésenchyme a pourtant encore été exagéré.

D'après Ikeda (23), chez les larves qu'il a étudiées, il y aurait une paire de muscles rétracteurs qui, partant du ganglion, traverseraient la cavité préorale et, passant de part et d'autre de l'œsophage, iraient s'insérer dans la région ventrale, immédiatement en avant du septum, c'est-à-dire dans la région collaire. Chez *A. branchiata*, la portion postérieure seule de ces muscles existe, c'est-à-dire qu'ils traversent horizontalement rien que la cavité collaire (fig. 56) et ne pénètrent pas à l'intérieur de la cavité préorale. Le septum incomplet, limité à la région médiane et qui rattache le ganglion à la face dorsale de l'œsophage (fig. 18, 19, 55, coupes sagittales, et fig. 45 et 58, coupes transversales), déterminant ainsi ce qu'Ikeda (23) a appelé le récessus de la cavité préorale, ce septum renferme quelques fibres musculaires, visibles sur la figure 58, que l'on peut considérer comme représentant la partie antérieure des muscles rétracteurs d'Ikeda.

Ces fibres musculaires, logées dans le septum sous-ganglionnaire, peuvent contribuer à retirer le ganglion en dedans, disposition qui ne s'observe que lorsque le capuchon est relevé, position parfois prise pendant la vie, mais qui n'est pas celle du repos, la position habituelle étant avec le lobe préoral complètement rabattu en avant, sa face inférieure en contact avec la face ventrale de la région collaire (aire tentaculaire); de telle sorte que le bord libre du capuchon répond à la base des tentacules larvaires. Les muscles longitudinaux, que nous avons vus à la face dorsale du capuchon céphalique, sont évidemment les releveurs de cet organe. C'est leur contraction, au moment de la fixation, qui fait que les larves conservées ont

Digitized by Google

le lobe préoral toujours relevé, parfois même retourné en arrière. Il me semble que cette contraction seule de la face dorsale du lobe préoral peut expliquer le plissement qui se produit au niveau du ganglion, qui, rattaché par sa membrane à l'œsophage, ne peut pas suivre complètement le mouvement de redressement du reste de la face dorsale. Le capuchon une fois relevé se rabat probablement surtout par l'effet de la contraction du muscle semi-circulaire, qui règne suivant son bord libre (fig. 45, 46 et 59).

En ce qui concerne la région collaire, nous avons déjà parlé des fibres musculaires qui s'y trouvent, en petit nombre, à la face profonde de l'ectoderme. Dans la région dorsale se voient les fibres longitudinales, prolongement de la couche musculaire somatopleurale du tronc (fig. 76). Sur les côtés et à la face ventrale, ce sont des fibres transversales que l'on observe (fig. 67). Ces fibres se prolongent dans les tentacules larvaires.

Mais la cavité collaire renferme en outre une paire de rétracteurs dont la figure 56, portion de coupe sagittale non médiane, nous montre tout le trajet. Leur insertion antérieure se fait vers le milieu de l'aire tentaculaire, de part et d'autre du plan médian, tandis que, par leur extrémité postérieure, ils s'insèrent à la face ventrale, entre les tentacules larvaires de la première et de la seconde paire. La figure 57 fait voir la structure de ces cordons musculaires. Plusieurs noyaux se trouvant sur leur trajet, il s'agit donc de muscles pluricellulaires.

Quant à la région du tronc, je n'y ai pas observé d'autres muscles que ceux de la somatopleure (fig. 62). Je n'ai pas trouvé les rétracteurs longitudinaux qu'Ikeda (23) a trouvés chez l'une des espèces qu'il a étudiées. Je ne puis évidemment pas mettre l'exactitude de son observation en doute; elle est intéressante, car elle montre que des cordons musculaires peuvent se rencontrer aussi bien dans la cavité cœlomique que dans la cavité blastocélienne. Les rétracteurs antérieurs, qu'ils traversent en effet la cavité préorale et la cavité collaire, ou bien seulement cette dernière, sont absolument comparables, sinon homologues, aux rétracteurs des trochophores typiques. Mais, chez celles-ci, ces muscles se trouvent uniquement dans la cavité blastocélienne; ce sont des muscles mésenchymatiques, et les rétracteurs antérieurs de l'Actinotroque, qui paraissent exister seuls chez la plu-

Digitized by Google

part des espèces, ont évidemment la même valeur. Les muscles qu'Ikeda a observés chez une espèce dans la cavité cœlomique du tronc se forment très probablement de la même manière, presque certainement avant que le septum tronco-collaire se soit complété, c'est-à-dire pendant que la cavité du tronc est encore ouverte dans la cavité antérieure et qu'elle n'a pas encore pris tous les caractères d'un cœlome. D'ailleurs, la cavité du tronc des *Phoronis* adultes renferme également des fibres musculaires mésenchymatiques, qui la traversent.

Goodrich (17) décrit dans cette partie de la somatopleure qui constitue la paroi du sinus périanal (et qu'il appelle septum postérieur) des fibres radiaires, qu'il considère comme de nature musculaire. Il pense que ce sont ces fibres qui, par leur contraction, déterminent le cercle ciliaire périanal à se retirer dans l'intérieur d'une dépression, qui se produit autour de l'anus quand la larve se contracte fortement. Je n'ai jamais vu de fibres musculaires dans cette partie libre de la somatopleure, ce feuillet ne m'ayant jamais montré de fibres musculaires que dans le reste de son étendue, là où il est en contact avec l'ectoderme. Il se peut évidemment que ces fibres s'étendent également, chez d'autres espèces, sur la partie de la somatopleure qui constitue le septum postérieur, mais cela n'est même pas nécessaire pour que les fibres longitudinales qui existent plus en avant dans le même feuillet puissent tirer en dedans le cercle périanal, la partie libre de la somatopleure constituant, en quelque sorte, l'insertion de la couche musculaire sur le cercle périanal. La paire de muscles rétracteurs, quand ils existent, doit aussi contribuer à cette invagination de l'extrémité postérieure, phénomène que je n'ai jamais observé que chez *A. Sabatieri*. Chez *A. branchiata*, on observe souvent un phénomène opposé, une sorte de « prolapsus ani », l'intestin terminal faisant saillie à l'extérieur, au milieu du cercle périanal, état de choses qui a déjà été représenté par plusieurs auteurs.

Système vasculaire.

Je ne puis mieux faire que de me rallier à l'excellent exposé donné par Ikeda (23, p. 563), attendu que j'ai déjà traité en détail la formation de cet

Digitized by Google

appareil et devrai encore y revenir à propos de la métamorphose. Le point essentiel à répéter ici, c'est que les deux vaisseaux longitudinaux de l'adulte sont préformés au dos de l'estomac de la larve. A retenir aussi l'inexistence d'un sinus sous-neural, établie par tous les auteurs qui ont succédé à Masterman (39), Menon (49) excepté.

Organes urinaires.

Cette question ayant été traitée tout récemment par Goodrich (17), spécialiste des plus autorisés en la matière, je puis utilement me dispenser de la traiter à nouveau, d'autant plus que mes vues sont en parfaite conformité avec les siennes. Nous avons d'ailleurs déjà longuement parlé de l'origine de ces organes et aurons encore à nous en occuper au moment de la métamorphose.

A. branchiata et *A. Sabatieri* diffèrent, au point de vue des néphridies, de la même manière que les deux espèces étudiées par Goodrich : la première a des organes plus différenciés que la seconde, ils se terminent par des ramifications plus nombreuses dans la cavité collaire, et les solénocytes y sont en beaucoup plus grand nombre. Masterman (46) avait d'ailleurs déjà soupçonné que l'Actinotroque de Roule (55) — *A. Sabatieri* — a des caractères plus embryonnaires que la sienne — *A. branchiata.* Plus embryonnaire n'est peut-être pas tout à fait exact : le plan de structure des organes urinaires est le même chez toutes les espèces, et jamais leur évolution n'aura pour effet de les munir, chez la larve, d'orifices ciliés, ouverts en entonnoirs dans la cavité collaire-hœmocèle.

Les organes urinaires, dont l'extrémité interne est baignée par un espace hœmocélique, sont en effet toujours clos du côté de cette cavité; ils y prennent leur origine dans des cellules excrétrices spéciales que l'on désigne sous le nom de solénocytes. Mais, à en juger d'après les observations de Goodrich (16) sur l'*Amphioxus*, chez lequel les organes urinaires, quoique baignés par une cavité cœlomique, seraient également complètement clos à leur extrémité interne, également pourvue de solénocytes, à en juger

Digitized by Google

d'après ces observations, on ne peut plus, à l'heure actuelle, conclure de ce qu'un organe urinaire est fermé à son extrémité interne, que la cavité qui le baigne est lacunaire. J'ai en effet supposé (56, p. 585) que la nature des néphridies de l'Actinotroque suffirait à elle seule à démontrer la nature blastocélienne de la cavité collaire. Nous maintenons absolument cette opinion, d'après laquelle la cavité collaire représente le blastocèle, mais sans nous appuyer sur les organes urinaires.

Système nerveux.

Ici encore, je renverrai à Ikeda (23), qui a donné du système nerveux de l'Actinotroque la meilleure description qui ait encore été publiée. Je ne résumerai pas ici ce qui est connu du système nerveux de cette larve, car la discussion des affinités des *Phoronis* nécessitera que nous revenions sur cette question.

La manière de se comporter des larves vivantes, les mouvements qu'exécutent le lobe préoral et les tentacules, les contractions du tronc, le fait que les cils du cercle ciliaire périanal s'arrêtent parfois tous en même temps, pour recommencer ensuite simultanément leurs battements, tous ces faits démontrent évidemment qu'il existe un système nerveux complet, avec des filets pour le système musculaire; mais le système nerveux est entièrement épidermique, ses parties les plus différenciées, telles que le ganglion, consistant en de simples épaississements localisés, avec quelques cellules ganglionnaires dans la profondeur.

La figure 61 nous montre le ganglion nerveux en coupe sagittale, tandis que la figure 58 fait voir le même organe en coupe transversale, l'une et l'autre chez *A. branchiata*. Le même organe existe, à la même place, c'est-à-dire à la face dorsale du lobe préoral, chez *A. Sabatieri*, chez laquelle Roule (55) ne voulait admettre l'existence que d'une plaque céphalique, déniant qu'il y eût un ganglion chez l'Actinotroque qu'il a étudiée. Par contre, la plaque médullaire ventrale, décrite par cet auteur, n'existe pas en

Digitized by Google

tant que centre nerveux. Je suis d'accord avec lui pour reconnaître qu'elle est bornée à une assise épithéliale (p. 144). Il n'y a, en effet, à la face ventrale, rien de plus que l'épiderme, nullement creusé en gouttière et sans différenciation nerveuse quelconque, c'est-à-dire qu'il n'existe là, comme dans la plus grande partie de la paroi du corps, qu'un réseau invisible et dont nous devons nous borner à admettre l'existence.

Chez les stades avancés d'*A. branchiata* se développe, en avant du ganglion, sur le trajet des trois nerfs qui en partent, un organe sensoriel spécial, visible, en coupe sagittale, sur les figures 55 et 60. Je n'y ai jamais observé de cellules ganglionnaires correspondant à celles du ganglion (fig. 61).

Tube digestif.

Nous nous bornerons, à propos de cet appareil, à discuter deux points, qui ont une importance capitale pour la discussion des affinités des *Phoronis* : il s'agit des organes désignés par Masterman (39) sous le nom de « pleurochords » ou « notochords » et de « sub-neural gland ».

Chez toutes les espèces d'Actinotroques, il se développe, très tard dans le cours de la vie pélagique, un diverticule de l'estomac, antérieur et ventral, qui se place en dessous de l'œsophage. Chez certaines espèces, ce diverticule reste impair; chez d'autres, il donne naissance à deux expansions latérales. Le premier cas est réalisé chez *A. Sabatieri* (fig. 112); le second, chez *A. branchiata* (fig. 46). Très tard également dans l'ontogénie, le diverticule unique ou les diverticules pairs, suivant les cas, subissent une vacuolisation dont le degré varie aussi suivant les espèces et qui, d'après Menon (49), peut même manquer complètement.

Masterman (39), s'étant trouvé en présence d'une espèce à diverticules pairs (*A. branchiata?*), a considéré les diverticules comme latéro-dorsaux; il les compare à la notochorde des « vrais » Chordés et fonde sur leur existence le groupe des « Diplochorda », dont nous ferons plus loin la critique.

Constatons que l'idée de Masterman (39) a trouvé peu de crédit. Si nous

Digitized by Google

en exceptons Roule (55), qui se montre disposé à accepter ces vues, bien que le diverticule « notochordal » soit « ventral » chez *A. Sabatieri*, aucun des auteurs subséquents ne s'est rangé à l'avis de Masterman. Ikeda (23), à vrai dire, n'exprime aucune opinion quant à la valeur morphologique de ces diverticules. Par contre, Menon (49), Goodrich (17) et moi (56) nous prononçons catégoriquement contre leur valeur notochordale; Menon, il est vrai, pour chercher ailleurs un rudiment de notochorde!

Sans m'étendre sur cette question, qui me paraît éclaircie, je dirai que ni l'origine (tardive), ni les rapports (situation ventrale, du côté opposé au système nerveux), ni la structure (vacuoles graisseuses) de cet organe ne plaident en faveur d'un rapprochement avec la notochorde des Chordés, qui, par son origine et ses rapports, sinon par sa structure, est un organe nettement défini.

Par contre, si ces diverticules ne sont, en aucun point, sérieusement comparables à la notochorde, ils offrent une analogie frappante, pour ne pas dire plus, avec des diverticules connus chez certaines Trochophores, témoin ce passage de Hatschek : « Am vorderen, ventralen Bezirke des Mitteldarms ist jederseits eine halbkugelige Leberausstülpung aufgetreten, die sich auch histologisch durch Gallenfärbung, grobkörniges Protoplasma und zahlreiche Fetttröpfchen abgrenzt » (21, p. 12). Cette description s'appliquerait mot pour mot à *A. branchiata;* or, c'est de la larve de *Teredo* qu'il s'agit. La figure 22 de Hatschek montre particulièrement bien les diverticules en question. Il n'est pas sans intérêt de remarquer que les anciens auteurs les avaient déjà qualifiés de diverticules hépatiques.

On sait que ces diverticules disparaissent après la métamorphose. Ce fait, joint à leur apparition tardive, autorise, me semble-t-il, l'hypothèse que les vacuoles de ces diverticules renfermeraient un ferment destiné à assurer la digestion des portions de son propre individu que l'animal avale au moment de la métamorphose. Mais je ne puis apporter aucun fait précis à l'appui de cette supposition. Elle est basée uniquement sur le fait que les vacuoles apparaissent peu de temps avant la métamorphose, pour disparaître après celle-ci.

Je ne puis en tout cas me rallier à l'opinion défendue par Masterman,

Digitized by Google

d'après laquelle cette vacuolisation aurait pour cause les mauvaises conditions de nutrition dans lesquelles se trouveraient les cellules du diverticule, parce qu'elles sont en dehors du chemin des particules alimentaires entrant dans l'estomac. Cette hypothèse est du même ordre que celle de Roule (55), qui, croyant constater que, à la fin de la vie embryonnaire, l'intestin terminal est le siège d'une production particulièrement active d'éléments mésoblastiques (ce qui est faux), en donnait pour explication le fait que cette partie du tube digestif est la mieux nourrie (p. 101)!

Willey (63), combattant, lui aussi, l'idée que les diverticules stomacaux pairs d'*A. branchiata* représenteraient des rudiments de notochordes, exprima l'opinion qu'ils seraient l'indication de fentes branchiales rudimentaires, et j'ai déjà (56), sans d'ailleurs justifier cette manière de voir, émis l'avis que cette opinion de Willey mériterait un examen plus sérieux (p. 581).

Remarquons d'abord que Willey (63, p. 224, et 62, p. 234) ne voulant pas préjuger, par l'emploi d'un terme identique, l'homologie de l'intestin du gland des Entéropneustes [Eicheldarm (Spengel, 59), Notochord (Bateson, 2)] avec la notochorde des Chordés, applique à ce diverticule intestinal des Entéropneustes le nom de « stomochord », incontestablement préférable à celui de notochorde, puisqu'il laisse ouverte la question de ses homologies. Willey, admettant que le diverticule ventral unique de l'Actinotroque de Roule (55) a une valeur morphologique différente des diverticules latéraux et pairs de l'Actinotroque de Masterman (39), exprime, au sujet de ces diverticules, l'hypothèse suivante : « Thus in Masterman's pleurochords we have, as I believe, the representatives of the lateral pouches of the enteropneustic stomochord; while in Roule's ventral diverticulum we have the representative of the ventral cæcum of the stomochord » (62, p. 37). Et, d'autre part, nous trouvons l'hypothèse que les pleurochordes de l'Actinotroque de Masterman représentent des vestiges de fentes branchiales (62, p. 237, et 63, p. 321).

A supposer que les diverticules vacuolisés de l'estomac de l'Actinotroque représentent les vestiges de quelque chose, je ne vois aucune raison pour admettre qu'il s'agisse d'autre chose que de diverticules glandulaires,

Digitized by Google

homologues à ceux des Trochophores de Mollusques. Rien n'indique que ces diverticules soient homologues à des fentes branchiales, et si Willey est disposé à adopter cette vue, c'est qu'il attribue au caractère tiré de la présence de fentes branchiales la priorité sur la notochorde; tandis que Masterman (39), suivant une opinion opposée, a conservé le nom de Chordés pour les vrais Chordés et les Archichordés réunis, Willey propose pour le même groupement le nom de « Branchiotrema » (62, 63).

La discussion des affinités des *Phoronis* nous obligera à revenir sur la question des fentes branchiales. Remarquons simplement que c'est une distinction tout artificielle que de regarder comme des organes différents le diverticule unique de certaines Actinotroques, d'une part, et les diverticules pairs de certains autres, d'autre part. Dans les espèces à diverticules pairs, nous voyons se succéder, dans l'ontogénie, le stade sans diverticule, le stade à diverticule unique, — définitif pour certaines espèces, — enfin le stade à diverticules pairs, disons à diverticule bifurqué. Il n'y a, chez les espèces à diverticules pairs, qu'une complication de l'état de choses qui n'est pas dépassé chez les autres. Le fait que l'ébauche primitive est impaire et ventrale plaide assurément contre l'hypothèse qu'elle représenterait une paire de fentes branchiales. Au surplus, ainsi que Lang (27) l'a fait remarquer, non pas à propos de ces diverticules que l'on n'avait pas encore songé alors à comparer à des fentes branchiales rudimentaires, mais à propos de la comparaison de l'anatomie des *Phoronis* avec celle de *Cephalodiscus,* on comprendrait difficilement comment les *Phoronis,* s'ils descendaient d'une forme munie d'une paire de fentes branchiales, auraient pu perdre des organes aussi utiles pour eux, vu le genre de vie qu'ils mènent. Il ne me paraît donc pas que l'hypothèse de Willey (62, 63), d'après laquelle les pleurochordes de Masterman (39) représenteraient des vestiges de fentes branchiales, soit plus fondée que l'idée de ce dernier auteur, disposé à voir dans ces organes des rudiments de notochordes.

Il reste un mot à dire de la soi-disant glande sous-neurale, décrite par Masterman, diverticule de la paroi dorsale de l'œsophage, sous-jacent au ganglion nerveux, que l'auteur anglais compare à la glande hypophysaire des

Digitized by Google

Tuniciers. Roule (55) et Ikeda (23) pensent que ce diverticule est entièrement le résultat d'une contraction produite lors de la mort; Goodrich (17) croit que le diverticule sous-neural est surtout dû à une contraction. Quant à moi (56), j'ai été disposé à admettre, jusqu'à un certain point, l'existence d'une légère dépression de l'œsophage, sans aucune modification histologique en tout cas. Menon (49), enfin, déclare avoir retrouvé la glande sous-neurale, et il lui prête la valeur d'un organe homologue à la « notochorde » des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura,* homologie que Masterman reconnaît d'ailleurs aussi, mais avec cette différence qu'il applique de toutes parts à l'organe en question le nom de « sub-neural gland ».

Je ne puis, dans cette question, et me plaçant au seul point de vue de savoir si ce diverticule sous-neural existe, que me ranger à l'avis d'Ikeda et de Goodrich. Je n'ai, en effet, sur des larves fixées, jamais rien vu de plus que des indications d'une dépression correspondant toujours exactement à l'insertion, sur l'œsophage, de la membrane qui forme la paroi incomplète du récessus de la cavité préorale Tout me porte à croire qu'il s'agissait réellement du résultat d'une contraction. Jamais la paroi du soi-disant diverticule ne montrait de différenciation histologique qui pût faire croire à l'existence d'un organe spécial en cet endroit.

Nous ne nous étendrons pas davantage sur l'anatomie de l'Actinotroque. C'est une question sur laquelle l'accord s'est heureusement à peu près fait a l'heure actuelle. Ce qui est à retenir, c'est que des faits nouveaux apportés par Masterman (39), rien d'essentiel n'est resté debout. Mais il serait injuste de méconnaître que ce sont les résultats, en quelque sorte sensationnels, auxquels cet auteur était arrivé, qui ont provoqué de nouvelles recherches à peu près décisives sur la question. Si je l'ai traitée en abrégé, c'est que, au point où elle en est, il ne reste que fort peu de chose à faire de ce côté. Nous allons voir que, en ce qui concerne la métamorphose, bon nombre de points sont encore mal éclaircis. Ici encore, nous nous bornerons à examiner quelques questions des plus importantes.

Digitized by Google

IV. — MÉTAMORPHOSE DE L'ACTINOTROQUE.

Sort des parois du corps de la larve.

Dès 1869, Metschnikoff (50) a donné un excellent exposé des transformations compliquées que subissent les enveloppes du corps de l'Actinotroque au moment de la métamorphose. D'après lui, après l'évagination du métasome, qui entraîne en son intérieur le tube digestif, toute la partie antérieure de la larve [le capuchon buccal, ainsi que toute la partie de la peau située entre celui-ci et les tentacules larvaires et y compris ces tentacules] est avalée. Le reste du corps de la larve reste en continuité avec le ver, et l'anneau ciliaire périanal se détache seul. L'extrémité postérieure de l'Actinotroque forme une boursouflure sur le corps de la *Phoronis* et ne rentre dans celui-ci qu'après plusieurs heures. Dans un travail ultérieur, Metschnikoff (51) est moins explicite au sujet de ces changements.

Nous distinguerons avec lui entre le sort subi par la paroi du corps de la larve située en avant du cercle tentaculaire, c'est-à-dire la paroi du corps des régions collaire et préorale, ayant une cavité commune, hœmocélique, et le sort subi par la portion située en arrière du cercle tentaculaire, autrement dit la paroi du tronc de l'Actinotroque, région dont la cavité est cœlomique. Il semble bien que ces deux régions de la paroi du corps de la larve aient réellement un sort tout différent, la paroi du corps étant avalée dans la première, tandis qu'elle serait invaginée dans la seconde. En deux mots, voici comment se passeraient les choses : Au moment de la métamorphose, le tube digestif est violemment tiré dans le métasome évaginé; la plus grande partie de la paroi du corps de la larve située en avant du cercle tentaculaire est avalée, par suite d'une solution de continuité qui s'établit tout le long du cercle tentaculaire, d'une part, et tout autour de l'extrémité antérieure de l'œsophage, de l'autre; les bords libres de l'œsophage se soudent au bord libre du cercle tentaculaire définitif, les tentacules en arrivant ainsi à entourer immédiatement la bouche. Quant à la paroi du tronc de l'Actinotroque, elle se contracte très fortement et s'invagine en partie,

Digitized by Google

de telle sorte que la paroi du tronc de la larve, qui enveloppait, avant la métamorphose, le métasome, en arrive, après celle-ci, à passer dans l'intérieur du métasome évaginé.

1. Région antérieure, prétentaculaire. — Il y a lieu de distinguer encore entre le sort réservé au lobe préoral et celui des parois de la région collaire; celles-ci se réduisent à peu près à ce que nous avons appelé l'aire tentaculaire; il s'agit de cette région qui s'étend en avant des tentacules et qui est entourée par eux.

A. *Lobe préoral.* — Quoique nous ayons vu que cette partie du corps ne constitue qu'une portion de la région préseptale, à laquelle on ne saurait attribuer la valeur d'un « segment », la question de savoir ce que devient le lobe préoral après la métamorphose n'en a pas moins un grand intérêt. Nous ignorons, en effet, si le ganglion nerveux porté par le lobe préoral disparaît, ou bien s'il subsiste et se retrouve dans le ganglion de l'adulte. Nous ignorons aussi si l'épistome de l'adulte représente un reste du lobe préoral, ou bien s'il est une formation nouvelle. Ce sont là des points d'importance primordiale.

La plupart des auteurs s'accordent à reconnaître que le lobe préoral se détache et est avalé pendant la métamorphose. Aucun, cependant, n'a pu donner de figures démonstratives de ce phénomène, qui se passe trop rapidement pour être facilement saisi sur le vif. En outre, pendant la métamorphose, l'animal se contracte et se contorsionne si fortement, que les préparations — tant les objets entiers que les coupes — sont d'une complication énorme, défiant presque l'analyse, et fort difficile à reproduire sur des dessins. D'ailleurs, par suite de la torsion des organes, on ne rencontre guère de coupes démonstratives dans toute leur étendue; elles pèchent presque toujours d'un côté ou de l'autre. C'est ainsi que, malgré de nombreux essais, je n'ai pas pu obtenir une seule coupe sagittale médiane heureuse, intéressant réellement tous les organes qui devraient être médians, simplement parce que les jeunes vers sont toujours tordus et incurvés. Je ne puis donc donner une seule figure d'ensemble d'une coupe sagittale; ce sont pourtant les coupes faites suivant cette direction qui permettraient le mieux de se

Digitized by Google

rendre compte des changements survenant quant à l'orientation générale. Je devrai donc me borner à donner des figures représentant des portions de coupes sagittales.

D'ailleurs, en ce qui concerne en particulier le lobe préoral, je n'ai pas rencontré de coupes absolument démonstratives. Je dois me contenter, avec la plupart de mes devanciers, d'admettre que le lobe préoral est réellement avalé et qu'il n'en subsiste rien.

La question de savoir si le ganglion de l'adulte représente le ganglion de la larve me paraît pouvoir être résolue par la négative. En effet, chez la larve, le ganglion siège à une grande distance en avant du cercle tentaculaire. Le ganglion de l'adulte, au contraire (voir p. 97), n'est autre chose qu'un renflement du nerf circulaire, qui suit la base d'insertion des tentacules. Or, ce nerf circulaire s'ébauche déjà chez la larve, peu de temps avant la métamorphose, en suivant, comme on le conçoit, la base des bourgeons des tentacules définitifs. Au moment de la métamorphose cependant, cette ébauche du nerf circulaire est encore incomplète du côté dorsal, du moins ne peut-on pas l'y reconnaître. Or, c'est précisément là que se trouvera le ganglion de l'adulte. Il est difficile d'admettre que cet organe puisse être fourni par le ganglion larvaire, qui se trouve à une si grande distance en avant de ce point. Il est beaucoup plus vraisemblable que le ganglion de l'adulte se différencie à l'endroit caractérisé par la portion dorsale du cercle tentaculaire. Des observations précises manquent absolument à cet égard.

La valeur morphologique de l'épistome n'est pas mieux établie. Cependant, étant donnée la probabilité de la disparition du lobe préoral tout entier, il est également probable que l'épistome de l'adulte est une formation entièrement nouvelle. Il me semble que, dans ces conditions, c'est une subtilité que de le considérer comme représentant quand même le lobe préoral, ainsi que l'a fait Masterman (39). Cette idée ne lui a d'ailleurs été inspirée que par le désir de retrouver, dans l'épistome de l'adulte, le « segment » dont il croyait avoir découvert l'existence dans le lobe préoral (protomère) de la larve.

B. *Aire tentaculaire.* — Le sort de cette portion ventrale de la paroi de la région collaire qui est entourée par les tentacules, et qui sépare ceux-ci

Digitized by Google

de la bouche larvaire, n'a pour ainsi dire pas été discuté, et il est permis de s'en étonner. Seul, Metschnikoff (50) nous a dit que cette portion de la paroi du corps est avalée en même temps que les tentacules larvaires qu'elle porte.

Les tentacules sont, chez la larve, séparés, par cette grande étendue, de la bouche, tandis que, chez l'adulte, les tentacules entourent immédiatement cet orifice. Il est clair que cette portion de la paroi du corps larvaire doit subir un changement important. Se contracte-t-elle? S'invagine-t-elle? Ou bien est-elle rejetée et avalée?

La première hypothèse, d'après laquelle l'aire tentaculaire subsisterait *in situ*, mais « contractée au point de ne plus présenter d'étendue », n'est guère vraisemblable. Cette portion de l'épiderme est précisément la plus épaisse de toute la larve; elle n'a presque pas de fibres musculaires. Sa contraction, allant jusqu'à sa disparition, ne pourrait se faire que très lentement. Or, sa disparition est subite.

Quant à la seconde hypothèse, d'après laquelle l'aire tentaculaire serait retirée dans l'intérieur du corps, je l'ai, à un moment donné, considérée comme exacte. Je pensais que cette portion de la surface du corps allait donner l'œsophage de l'adulte, tandis que l'œsophage de la larve, s'allongeant énormément, — ce que tous les auteurs ont admis, — donnait le préestomac de l'adulte. Or, et nous reviendrons sur cette question, l'œsophage larvaire ne s'allonge que peu ou point et se retrouve dans l'œsophage de l'adulte. Cet organe n'est aucunement fourni par une invagination éventuelle de l'aire tentaculaire.

Reste la troisième hypothèse, celle de Metschnikoff (50). C'est la seule exacte : l'aire tentaculaire de la larve est avalée en même temps que les tentacules larvaires qu'elle porte. Je ne puis pas apporter d'explications sur les détails de ce phénomène. Je ne m'explique pas moi-même comment cette perte de la paroi collaire peut se faire sans hémorragie considérable; comment, en d'autres termes, la paroi d'une cavité peut disparaître sans que son contenu s'échappe. Il est de fait, cependant, qu'une hémorragie partielle a lieu : presque toujours on retrouve, dans l'estomac du jeune Ver, immédiatement après la métamorphose, au milieu de nombreux débris épi-

Digitized by Google

théliaux, des globules rouges qu'il est impossible de confondre avec d'autres éléments cellulaires, car ils sont trop caractéristiques. Ce seul fait que des globules rouges passent dans l'estomac démontre que la cavité collaire subit une déchirure; mais il ne nous renseigne pas sur l'étendue de celle-ci; elle pourrait se borner, en somme, à celle qui résulte de la chute des tentacules larvaires. La cavité de ceux-ci étant en communication ouverte avec la cavité collaire, qui renferme les globules sanguins, un certain nombre de ces globules pourraient passer dans le tube digestif en même temps que les tentacules, sans que pour cela la paroi du corps elle-même doive se déchirer et être avalée. C'est pourtant ce qui se produit, et la figure 81, coupe transversale dans un jeune Ver conservé immédiatement après la métamorphose (*A. branchiata*), peut nous en convaincre. La coupe passe dans l'extrémité supérieure; elle est un peu oblique, passant plus bas à droite qu'à gauche. De ce côté se voient quelques tentacules définitifs. Chez cette espèce, les tentacules ventraux définitifs, destinés à devenir prébuccaux, se forment plus tardivement que les tentacules latéraux et sont insérés plus bas que ceux-ci. C'est ce qui explique que nous ne voyons pas de tentacules en avant de la bouche. Celle-ci est entourée par la portion initiale de l'œsophage, mais incomplètement. L'œsophage, à son extrémité antérieure, n'est en effet pas en continuité avec l'ectoderme lophophoral, c'est-à-dire que la continuité n'est assurée que par une masse confuse de cellules constituant une sorte de tissu cicatriciel. C'est là qu'est en train de se constituer la soudure entre les bords devenus libres de l'œsophage, d'une part, et de l'ébauche du cercle tentaculaire, d'autre part.

En résumé, je considère comme vraisemblable que la paroi de toute la région prétentaculaire disparaît, ce qui a pour effet de libérer les bords circulaires de l'œsophage et de l'anneau tentaculaire, là où ceux-ci étaient en continuité avec la paroi du corps. Les bords libérés se souderaient ensuite entre eux, ce qui permet seul d'expliquer comment les tentacules définitifs en arrivent à entourer immédiatement l'œsophage.

2. Région postérieure, posttentaculaire. — Que deviennent les parois du tronc de l'Actinotroque? Ici encore, c'est à l'exposé de Metschnikoff (50)

Digitized by Google

que je dois me rallier, comme étant le plus conforme à la réalité des faits.

Si le lecteur veut bien s'en rapporter à la figure 91 ci-après, qui représente une portion d'une coupe longitudinale (à peu près sagittale médiane), il pourra se faire une idée assez nette des changements que subit la paroi du tronc de la larve après la métamorphose. Il s'agit ici d'une *A. Sabatieri* saisie immédiatement après l'évagination du métasome. L'orifice métasomique, qui, avant la métamorphose, siège à la face ventrale, ligne médiane immédiatement en arrière des tentacules, correspond maintenant à l'extrémité supérieure du métasome, suivant la ligne BC. Il est énorme, relativement aux dimensions qu'il affectait chez la larve; il faut considérer que, chez celle-ci, il est contracté très fortement, à la manière d'un sphincter, au point d'être réduit à fort peu de chose. Il est certain qu'au moment critique de la métamorphose, ce sphincter se relâche très fortement; alors, les contractions de la paroi du tronc aidant, le métasome se retourne à la façon d'un doigt de gant, entraînant en son intérieur le tube digestif. Le tronc de la larve s'est en effet contracté à un point très considérable. Il a ses limites marquées par la ligne AB, le point A correspondant à l'un des tentacules dorsaux et au septum tronco-collaire, le point B au bord postérieur de l'orifice métasomique. Sur les côtés, la paroi du corps du jeune Ver est évidemment également formée par le tronc contracté de la larve, jusqu'au point C, bord antérieur de l'orifice métasomique. Mais la figure 91 nous permet de vérifier un autre fait important, également avancé par Metschnikoff (50), et qui n'avait pas été contrôlé : le tronc de la larve, non seulement se contracte, mais il s'invagine, rentrant dans le corps du Ver. Sur la figure 91, ce phénomène est encore à son début; seul le cercle ciliaire périanal est déjà retiré dans l'intérieur, donnant naissance à une poche épidermique au fond de laquelle débouche l'intestin larvaire. Le processus s'accentue plus tard, l'ectoderme de la paroi du tronc larvaire continuant à se réfléchir vers l'intérieur au niveau du point marqué « Invag. » sur la figure 91. Le même phénomène se produit chez *A. branchiata*, ainsi que nous pouvons nous en assurer sur des coupes transversales dans un individu nouvellement métamorphosé. Sur la figure 81, nous voyons l'orifice exté-

Digitized by Google

rieur (Invag.) de la paroi du tronc larvaire invaginée. Sur la figure 84, nous retrouvons cette invagination ectodermique. Celle-ci nous conduit, en descendant la série des coupes, au cercle ciliaire périanal, que nous voyons, sur la figure 85, occupant le fond de cette invagination considérable.

Ainsi donc, à la suite de la métamorphose, le tronc de l'Actinotroque se contracte très fortement; il reprend des proportions qui sont relativement de la même importance que celles qu'affectait la papille anale — dont il dérive — chez les jeunes larves. Bien plus, il est, tout au moins en partie, invaginé à l'intérieur du métasome évaginé.

Je n'ai pu déterminer de quelle façon le cercle périanal disparaît; je ne pense pas qu'il tombe en morceaux, mais suis plutôt disposé à admettre un phénomène d'histolyse.

Si nous voulons exposer brièvement la part qui semble revenir, dans l'édification du corps de l'adulte, respectivement aux parois du corps de la larve et à la paroi du métasome, nous pourrons nous exprimer ainsi :

Nous distinguerons, à la paroi du corps de la larve, deux régions, séparées par l'ébauche du cercle tentaculaire définitif; la région antérieure se subdivise à son tour en la région collaire et la région préorale; entre les deux se trouve la bouche, bord antérieur de l'œsophage; la région postérieure est le tronc de la larve, qui renferme en son intérieur l'ébauche du tronc de l'adulte, ou métasome, celle-ci étant en continuité avec la paroi du tronc larvaire au niveau de l'orifice métasomique, qui siège sur la ligne médio-ventrale, en arrière de l'anneau tentaculaire.

Au moment de la métamorphose, le métasome s'évaginant et entraînant en son intérieur l'intestin, la portion prétentaculaire du corps larvaire se détache et est avalée; la continuité se rétablit entre les bords, devenus momentanément libres, du cercle tentaculaire et de l'œsophage. La portion posttentaculaire de la paroi du corps larvaire subsiste au contraire; elle reste en continuité avec le cercle tentaculaire d'une part, suivant le bord postérieur de celui-ci, et avec la paroi métasomique, au niveau de l'orifice d'évagination de celui-ci. La paroi du tronc, fortement contractée, de la larve ferme donc complètement l'orifice métasomique. En outre, elle ne

Digitized by Google

tarde pas à s'invaginer, tout au moins en grande partie, dans l'intérieur du métasome. Le sort de la partie invaginée n'est pas éclairci; peut-être donne-t-elle un intestin terminal ectodermique, qui manquait jusqu'à présent. Quant à la partie non invaginée, il n'est guère douteux que ce soit à ses dépens que se constitue la papille anale de l'adulte.

Tube digestif.

Le tube digestif de l'Actinotroque comprend trois subdivisions bien nettes : œsophage, estomac et intestin terminal. La première est d'origine ectodermique, les deux autres d'origine endodermique. En effet, si tous les auteurs sont d'accord pour reconnaître la formation d'un stomodéum, l'origine de l'intestin terminal aux dépens du mésentéron semble également établie. Là où un proctodéum a été décrit, il y a eu très probablement confusion avec l'ébauche ectodermique des organes urinaires.

Chez la *Phoronis* adulte, d'autre part, on distingue un plus grand nombre de subdivisions; Cori (10) en reconnaît cinq, qui sont : œsophage, préestomac, estomac, intestin grêle et rectum. Les trois premières constituent la branche descendante du tube digestif; les deux autres sa branche ascendante. La distinction entre les deux dernières est assez difficile. Elle était basée surtout, de la part de Cori (10), sur le fait que cet auteur considérait comme établi qu'il existerait un rectum d'origine ectodermique. Or, ce fait était bien loin d'être établi, puisque, ainsi qu'on vient de le voir, on n'a pas reconnu la formation d'un proctodéum chez la larve. D'autre part, personne jusqu'à présent n'avait envisagé la possibilité de la formation d'un intestin terminal ectodermique à la suite de la métamorphose. Aussi la distinction de Cori de deux portions, l'une endodermique, l'autre ectodermique, dans la branche ascendante du tube digestif des *Phoronis* me paraissait-elle arbitraire. Maintenant, pourtant, ayant constaté que l'ectoderme du tronc de la larve est en grande partie invaginé à la suite de la métamorphose, je ne puis plus exclure la possibilité de la formation d'un rectum ectodermique. Des figures telles que la figure 91, qui nous montrent l'anus larvaire reporté au fond d'une dépression ectodermique,

Digitized by Google

destinée à devenir plus profonde encore, sont bien faites pour donner l'idée qu'il se forme effectivement un intestin terminal ectodermique. On pourrait, quand le fait sera réellement établi, et non seulement rendu probable, discuter si ce rectum représente un proctodéum dont la formation aurait été retardée jusqu'à ce moment, ou bien s'il a été produit par la traction qu'exerce, sur l'ectoderme du tronc larvaire, l'intestin terminal entraîné dans le métasome. Cette dernière hypothèse me paraît la plus vraisemblable.

Je ne signalerai, à propos de la formation de l'intestin terminal de la *Phoronis*, que pour l'originalité de la chose l'opinion de Roule (55), d'après lequel la branche ascendante du tube digestif naîtrait par une sorte de bourgeonnement aux dépens de la face dorsale de l'estomac. Il est, en effet, de toute évidence que l'ébauche qu'il désigne sous le nom de « cordon dorsal » (fig. 68-70) n'est autre chose que le vaisseau médian. La figure 91 ci-après suffit à elle seule à nous montrer que, même chez l'Actinotroque de Roule, l'intestin larvaire persiste dans la branche ascendante du tube digestif de l'adulte, sous réserves de la possibilité de la formation d'un rectum ectodermique aux dépens de l'ectoderme invaginé.

Si nous passons maintenant à l'examen de la branche descendante du tube digestif, nous verrons que les trois subdivisions reconnues par Cori (10) sont effectivement très nettes. La figure 78 nous montre une coupe frontale dans un jeune Ver d'*A. branchiata*, intéressant la branche descendante du tube digestif suivant toute sa longueur. Nous reconnaissons facilement trois subdivisions : œsophage, préestomac et estomac. A la limite entre les deux dernières régions se retrouvent les diverticules vacuolisés qui, chez l'Actinotroque, caractérisent l'extrémité antérieure de l'estomac.

Le fait, facile à constater, que ces diverticules se retrouvent, après la métamorphose, à une si grande distance en dessous de la bouche a amené la plupart des auteurs à admettre un allongement considérable de l'œsophage larvaire, appelé, dans leur esprit, — aucun n'est explicite, — à donner non seulement l'œsophage de l'adulte, mais encore le préestomac. Et il est de fait qu'il semble, à première vue, qu'il ne puisse pas en être autrement. Moi-même, j'ai considéré comme évident que l'œsophage larvaire devait donner le préestomac de l'adulte, et j'étais disposé à admettre que

Digitized by Google

l'œsophage de l'adulte représentait une formation nouvelle, résultant de l'invagination de l'aire tentaculaire. Or, nous avons vu que l'aire tentaculaire est avalée et que l'œsophage de la larve subsiste comme tel dans l'œsophage de l'adulte. Quelle est donc alors l'origine du préestomac?

La figure 78, sur laquelle les trois parties du tube digestif sont déjà constituées, ne peut guère nous renseigner à cet égard. Tout ce que nous pouvons constater, c'est qu'il s'est intercalé, entre l'œsophage et l'estomac, une région nouvelle, que nous n'avions pu reconnaître chez l'Actinotroque.

Chez *A. branchiata*, le seul résultat auquel je sois arrivé, c'est la constatation de la persistance de l'œsophage comme tel. Les caractères histologiques permettent de le reconnaître facilement après la métamorphose. D'autre part, le fait que l'on trouve, dans les parois du préestomac, les mêmes cellules (glandulaires?) à granulations arrondies (fig. 72) que dans les parois de l'estomac de la larve (fig. 69-71) démontre déjà, à lui seul, que les parois du préestomac dérivent des parois de la région antérieure de l'estomac de la larve, et que c'est la région antérieure de l'estomac de la larve, et non l'œsophage, qui subit un allongement énorme. En réalité, c'est la portion tout à fait antérieure de l'estomac de la larve, qui entoure l'embouchure de l'œsophage, qui est soumise à cet allongement.

C'est ce dont nous pourrons d'ailleurs mieux nous rendre compte chez *A. Sabatieri*, où la transformation de la branche descendante du tube digestif est moins rapide. Les figures 88 à 90 sont empruntées à des coupes longitudinales (à peu près sagittales médianes); la portion antérieure du tube digestif a seule été représentée. La figure 88 s'applique à une larve non métamorphosée; la figure 89 à une larve qui vient de passer par le stade critique (la même larve que sur la figure 91); la figure 90 à un jeune Ver un peu plus avancé. Sur la figure 89, nous voyons que le diverticule stomacal, si accentué sur la figure précédente, a cessé d'exister comme diverticule. L'étirement subi par le tube digestif a redressé la paroi ventrale de l'estomac. Cependant, en arrière de la limite postérieure de l'œsophage, marquée par un étranglement annulaire de la cavité digestive, et jusqu'à la portion de la paroi stomacale qui renferme les vacuoles, s'étend

Digitized by Google

une portion d'épithélium que la comparaison avec le stade précédent démontre être endodermique. C'est la paroi du futur préestomac, qui ne s'est pas encore allongé à ce moment. Sur la figure 90, nous retrouvons la portion vacuolisée plus bas que sur la figure 89, ce qui résulte de l'allongement qu'a pris le préestomac, désormais reconnaissable comme tel, quoique bien loin d'avoir acquis les proportions qu'il possède chez l'adulte.

En résumé, et quoique les détails soient, ici encore, insuffisamment éclaircis, le préestomac dérive de la portion antérieure de l'estomac larvaire, et l'œsophage de la larve se retrouve, non modifié, dans l'organe de même nom de l'adulte. Cori (10) croyait déjà à la nature endodermique du préestomac, mais, jusqu'à présent, cette opinion était loin d'être établie.

Appareil vasculaire.

Nous avons vu que, chez l'Actinotroque, les deux vaisseaux longitudinaux de l'adulte sont préformés au dos de l'estomac. L'un, correspondant au vaisseau médian, se trouve déjà chez la larve sur la ligne médio-dorsale du tube digestif; l'autre, correspondant au vaisseau latéral, se trouve déjà chez la larve, du côté gauche, et non pas sur la ligne médio-ventrale, ainsi que cela a été soutenu par la plupart des auteurs. Le vaisseau médian est plus différencié que le vaisseau latéral, et il s'étend plus loin en avant que lui, ce qui dépend de ce que la cavité du tronc, dont la splanchnopleure forme la paroi des vaisseaux, s'étend plus loin en avant du côté du dos que sur les côtés. En avant, les deux vaisseaux longitudinaux sont en communication ouverte avec la cavité collaire; en arrière, ils se perdent dans le sinus péristomacal.

Pendant la métamorphose, l'intestin, étant entraîné dans le métasome, subit un mouvement de descente à l'intérieur du sac splanchnopleural, qui paraît ne l'entourer qu'assez lâchement; l'intestin descend, si l'on veut, à l'intérieur de l'espace lacunaire péristomacal. A la suite de cette descente, l'œsophage se trouve pris dans un espace qui n'est autre que la cavité collaire fortement réduite et dont la paroi représente le septum tronco-collaire. C'est un phénomène que les figures 88 à 91 (pl. IV) illustrent de la façon

Digitized by Google

la plus claire. La figure 91 est surtout démonstrative. Nous voyons, sur cette figure, l'œsophage entouré d'un espace hœmocélique renfermant des globules rouges. Cet espace est la cavité collaire et sa paroi est le septum tronco-collaire. Il s'étend tout autour de l'œsophage et se prolonge plus loin en arrière du côté ventral que du côté dorsal, ce qu'explique parfaitement l'obliquité du septum chez la larve.

Voyons maintenant comment se comportent ces espaces sur des coupes transversales de jeunes Vers fixés immédiatement après la métamorphose. Sur la figure 84, coupe transversale au niveau de l'œsophage, nous voyons cet organe entouré par un sinus circulaire, renfermant, non seulement des globules rouges, mais aussi les cellules excrétrices des organes urinaires (sol.).

Sur la figure 85, autre coupe transversale, passant plus bas, quoique toujours au niveau de l'œsophage, nous retrouvons le même sinus, dont une partie séparée, à la face dorsale (vaiss. dors.), représente le vaisseau médian, le seul qui se prolonge, chez la larve, jusqu'à la face dorsale de l'œsophage. Si nous descendons encore, nous arrivons dans la région du préestomac. Là (fig. 86) nous retrouvons non seulement le vaisseau dorsal, mais aussi le vaisseau latéral. Il est clair que ces deux vaisseaux débouchent l'un et l'autre dans ce vaste sinus qui entoure l'œsophage sur la figure 84, et il est clair aussi, surtout si nous nous en rapportons à la figure 91, que l'espace vasculaire entourant l'œsophage n'est autre que la cavité collaire.

Je ne doute pas que ce soit cette cavité collaire, maintenant réduite à un espace relativement étroit entourant l'œsophage, et se prolongeant assez loin en arrière à la face ventrale du préestomac (par suite de l'obliquité du septum), qui a été prise pour l'ébauche du vaisseau latéral, décrit comme d'origine médio-ventrale. Nous avons vu que le vaisseau latéral est asymétrique dès son origine et qu'il est individualisé avant la métamorphose, tandis que les auteurs qui le croient d'origine médio-ventrale ne décrivent sa formation qu'à la suite de la métamorphose.

Les deux vaisseaux longitudinaux se retrouvent également très nettement sur la figure 87, autre coupe transversale passant vers l'extrémité inférieure du préestomac. Les détails des vaisseaux à ce niveau sont rendus par la

Digitized by Google

figure 72. C'est déjà la disposition de l'adulte, ainsi que l'on peut s'en assurer par la comparaison avec la figure 145, qui se rapporte à la même espèce (*Phoronis Mülleri*). La formation des deux vaisseaux longitudinaux à la face dorsale de l'estomac de la larve, telle que je l'ai décrite, ne saurait donc faire aucun doute.

Si nous descendons encore la série des coupes transversales dans le jeune Ver que nous venons d'examiner, nous en arrivons à la région de l'estomac. Là, les vaisseaux longitudinaux ne tardent pas à se perdre dans le sinus péristomacal, le vaisseau médian restant individualisé jusqu'à une plus grande distance en arrière que le vaisseau latéral (fig. 74), mais finissant, lui aussi, par s'effacer (fig. 75).

L'achèvement du système vasculaire ne demande plus qu'une grande réduction de l'ancienne cavité collaire. De la portion de cette cavité qui entoure l'œsophage ne subsisteront que les espaces nécessaires au prolongement, vers le haut, du vaisseau médian et à l'individualisation des deux branches par lesquelles le vaisseau latéral est en communication avec le vaisseau circulaire lophophoral. Ce dernier n'est d'ailleurs, lui aussi, qu'un reste de la cavité collaire, communiquant par le fait même avec le vaisseau médian. La portion de la cavité collaire qui devient le vaisseau lophophoral est encore très vaste au moment qui succède à la métamorphose (fig. 82), mais elle ne tarde pas à se réduire par suite du développement que prend la cavité cœlomique lophophorale.

Je n'ai pu suivre les détails, d'un intérêt secondaire d'ailleurs, de la façon dont se fait, aux dépens de la cavité collaire, l'individualisation de la portion terminale du vaisseau médian (afférent) et des deux branches d'origine du vaisseau latéral (efférent), pas plus que la complication que subit le système sanguin lophophoral.

Mon exposé diffère donc essentiellement des faits jusqu'ici relatés, en ce que les deux vaisseaux longitudinaux se forment à la face dorsale de l'estomac de la larve, et, en outre, en ce que la cavité collaire larvaire donne, outre le système lophophoral, la portion supérieure des vaisseaux longitudinaux.

Une conséquence de cet exposé, c'est que le septum tronco-collaire de la

Digitized by Google

larve ne se retrouve pas tout entier dans le diaphragme de l'adulte; seule sa portion externe forme le diaphragme de l'adulte, par accolement avec la paroi de la cavité cœlomique lophophorale. Toute la portion centrale du septum tronco-collaire s'applique sur l'œsophage et lui constitue enfin une vraie splanchnopleure.

Organes urinaires.

Caldwell (7), Ikeda (23), Menon (49) et Goodrich (17) sont d'accord pour reconnaître que les canaux excréteurs des néphridies larvaires se retrouvent dans les canaux urinaires de l'adulte. Le changement essentiel qui se produit dans les rapports de ces organes, c'est que, tandis que, chez la larve, ils se terminent par une extrémité aveugle, garnie de solénocytes, dans la cavité collaire, hœmocélique, chez l'adulte, ils débouchent par des entonnoirs ciliés dans la cavité du tronc, cœlomique. Chacun des organes urinaires peut avoir deux entonnoirs débouchant dans la cavité du tronc, l'un dans la chambre anale, l'autre dans la chambre orale. [C'est une erreur de Goodrich (17, p. 116) que de faire dire à Benham (5) que, chez *Ph. australis*, l'un des entonnoirs déboucherait dans la cavité lophophorale; les organes urinaires sont sans rapports avec cette cavité.]

Je ne puis que confirmer absolument le fait établi de la persistance des canaux urinaires. J'ai constaté aussi que les solénocytes se retrouvent, après la métamorphose, dans le sinus vasculaire entourant l'œsophage (fig. 84 et 73), représentant la cavité collaire fortement réduite. Il est clair que ces cellules ne pourraient pas se retrouver ailleurs que dans la cavité qui les baignait.

Sur la figure 79, portion d'une coupe frontale empruntée au même jeune Ver que la figure 78, nous voyons le canal urinaire, dont la position est rétropéritonéale, ainsi qu'elle l'a toujours été. Il se trouve au contact du diaphragme, qui le sépare de la cavité du tronc. Il n'a pas encore contracté de rapports avec celle-ci, mais il est évident que ceux-ci ne pourront s'établir que par l'apparition d'une perforation du diaphragme. Des modifications histologiques donneront ensuite, sur le pourtour de l'orifice, l'entonnoir cilié,

Digitized by Google

que des complications secondaires pourront subdiviser plus ou moins complètement en deux orifices distincts. Il se peut aussi que, chez les espèces à deux entonnoirs, ceux-ci apparaissent directement, à la suite de deux perforations.

Je n'ai, pas plus que mes devanciers, pu suivre la formation des entonnoirs ciliés de l'adulte, qui ne se fait qu'assez longtemps après la métamorphose, mais il n'y a, à son sujet, qu'une hypothèse possible, celle qui a été indiquée.

V. — ANATOMIE DE L'ADULTE.

Système sanguin.

Cet appareil est très bien connu dans son ensemble, car il a fait l'objet de nombreuses recherches. Certains détails méritent seuls d'être examinés à nouveau.

1. Une première question, c'est de savoir si le vaisseau circulaire lophophoral est subdivisé complètement ou incomplètement en deux espaces parallèles.

Benham (5) décrit la subdivision comme complète : le vaisseau circulaire serait formé de deux sinus indépendants. En outre, chacun des vaisseaux tentaculaires serait bifurqué à sa base, l'une des branches débouchant dans l'un des sinus, l'autre dans l'autre sinus du vaisseau circulaire. Benham donne des figures très démonstratives à l'appui de son opinion; pour mieux dire, ce sont des figures schématisées, qui nous font très bien comprendre la façon dont il se représente les choses; mais aucune figure bien réelle ne démontre que son interprétation soit exacte.

Ikeda (23, p. 584), de son côté, exprime l'avis que le vaisseau circulaire de l'adulte est réellement subdivisé en deux arcs concentriques et que les vaisseaux tentaculaires sont bifurqués à leur base. Mais il ne donne aucune figure démontrant qu'il s'agisse d'un dédoublement complet du vaisseau circulaire.

Digitized by Google

Caldwell (7) et Cori (10), d'autre part, s'accordent à décrire la subdivision comme incomplète; il y aurait, dans le vaisseau circulaire, un repli membraneux de la paroi, subdivisant incomplètement la cavité en deux espaces superposés, un plus petit, supérieur, dans lequel débouchent les vaisseaux tentaculaires, l'autre, plus grand, inférieur. Mais Cori ne donne, pour illustrer cette disposition, que sa figure 12 (pl. XXII), qui est absolument insuffisante.

Le fait que le vaisseau circulaire est au moins partiellement subdivisé se constate très facilement sur le vivant : on voit, en effet, que ce vaisseau est parcouru par deux courants de sens inverse. Mais cela ne nous renseigne pas sur les détails de la disposition anatomique.

J'ai cherché à éclaircir cette question sur des coupes faites suivant plusieurs directions et chez plusieurs espèces. C'est ainsi que j'ai examiné *Ph. hippocrepia,* chez laquelle, d'après Ikeda (23), la subdivision du vaisseau circulaire serait complète, et *Ph. psammophila,* chez laquelle, d'après Cori (10), la subdivision serait incomplète.

Je n'ai pu arriver à une conclusion certaine. Toujours est-il que la disposition ne me paraît pas différer d'une espèce à l'autre. Un fait positif, c'est que l'arc externe du vaisseau circulaire (arc prébuccal) présente seul une cloison horizontale, qui le subdivise en deux espaces, mais je ne puis décider si la cloison est complète ou non. Les coupes sont très difficiles à déchiffrer, les vaisseaux tentaculaires étant insérés perpendiculairement sur le vaisseau circulaire. En outre, quand les vaisseaux sont contractés et vides de globules, leurs parois sont affaissées et chiffonnées ; quand ils sont dilatés, au contraire, les globules les remplissent à tel point que les parois et surtout la cloison membraneuse, qui est extrêmement mince, deviennent presque invisibles.

La figure 137 est une coupe longitudinale oblique dans l'extrémité supérieure de *Ph. Sabatieri.* Trois vaisseaux ont été coupés : le premier (1) est l'arc antérieur du vaisseau circulaire; le second (2) est l'arc postérieur du même vaisseau, tandis que le troisième (3) représente l'une des branches d'origine du vaisseau efférent ou latéral. Même à ce faible grossissement, l'existence d'une cloison horizontale dans l'arc antérieur du vaisseau circulaire se reconnaît très bien. La cloison apparaît comme bifurquée à ses deux bouts, c'est-à-dire qu'elle est formée de deux feuillets appliqués l'un contre

Digitized by Google

l'autre, qui se réfléchissent dans la paroi du vaisseau. Si nous examinons les choses de plus près, nous voyons qu'elles sont moins simples. La figure 141 nous montre une coupe transversale de l'arc externe du vaisseau circulaire, prise dans une coupe voisine de celle dont la figure 137 montre l'ensemble. Sur la figure 141 se voit aussi la partie initiale d'un vaisseau tentaculaire dans ses rapports avec le vaisseau circulaire. Nous voyons que la cloison horizontale du vaisseau est réellement formée de deux membranes appliquées l'une contre l'autre, s'écartant l'une de l'autre au niveau de leur insertion sur la paroi du vaisseau. Ce que l'on voit très bien aussi, c'est que le vaisseau tentaculaire débouche dans l'espace compris entre les deux feuillets de la cloison; cet espace ne peut donc être lui-même qu'une portion incomplètement séparée du vaisseau circulaire, et la cloison, ou l'un des feuillets qui la composent, au moins, doit présenter des solutions de continuité par lesquelles s'établit la communication du vaisseau tentaculaire avec les sinus du vaisseau circulaire. Sans avoir pu trouver de figures absolument démonstratives, je suis donc disposé à admettre, avec Cori (10), que la subdivision du vaisseau circulaire n'est qu'incomplète. Il s'agit évidemment là d'une disposition secondairement acquise, très importante, sans doute, au point de vue de la circulation, mais réalisée par la formation de cloisons membraneuses aux dépens de l'endothélium vasculaire.

2. Ceci nous amène à une seconde question, soulevée par Lang (29), celle de savoir si, comme cet auteur en émet l'hypothèse (p. 403), l'endothélium vasculaire des *Phoronis* est discontinu, constituant « un pseudo-endothélium et non pas un véritable épithélium vasculaire continu ».

Nous savons que le système circulatoire a son origine dans le sinus péristomacal (espace lacunaire emprisonné entre les faces profondes de la paroi de l'estomac et de la splanchnopleure) et dans la grande cavité collaire hœmocélique de la larve. Les deux vaisseaux longitudinaux ne sont que des parties individualisées du sinus péristomacal, par suite d'un repli de la splanchnopleure, qui entoure, incomplètement au début, l'ébauche vasculaire, dont la paroi se complète par celle du tube digestif. Cet état de choses existe encore chez le jeune Ver après la métamorphose (fig. 72, pl. III). Il se retrouve même chez l'adulte, tout au moins sur le parcours inférieur

Digitized by Google

des vaisseaux (fig. 145, 147, 148). En suivant les coupes de bas en haut, nous pouvons, en effet, voir comment la disposition qui vient d'être décrite, c'est-à-dire splanchnopleure formant un arceau autour du vaisseau (fig. 145, 147), fait place à une disposition secondaire, celle de la splanchnopleure formant un anneau complet au vaisseau (fig. 146).

Nous avons vu que, pendant le cours du développement, les cellules endothéliales se rencontrent tout d'abord dans la cavité des vaisseaux longitudinaux, tandis que ces cellules manquent certainement, au début, entièrement dans le sinus péristomacal, espace presque virtuel dans lequel viennent se perdre les vaisseaux longitudinaux. D'autre part, la cavité collaire n'a pas de revêtement mésodermique continu; elle n'est donc pas non plus tapissée par un endothélium. Les coupes du vaisseau médian chez l'Actinotroque nous ont permis de reconnaître que, même dans cet espace vasculaire, qui est pourtant celui dont la différenciation est la plus avancée, l'endothélium affecte une disposition irrégulière, ne présentant pas encore les caractères d'un épithélium continu. Dans un cas cependant (fig. 119), nous avons constaté que toutes les cellules endothéliales s'étaient portées à la face profonde de la splanchnopleure, laissant la portion de la paroi stomacale qui forme le plancher de l'espace vasculaire complètement à nu. C'est-à-dire que là, l'endothélium est manifestement discontinu, la cavité vasculaire étant en contact immédiat avec la face profonde de l'épithélium digestif.

Immédiatement après la métamorphose, les choses en sont encore à ce point, ce dont les figures 72 (pl. III) et 120 (pl. VI) permettent de se rendre compte. Les vaisseaux, qui se forment chez l'Actinotroque à l'état de contraction, se sont maintenant dilatés, absorbant le contenu de la cavité collaire. A la face profonde de cette partie de leur paroi qui est formée par la splanchnopleure, les vaisseaux laissent reconnaître un revêtement endothélial; je ne saurais décider si celui-ci est déjà continu ou non; on peut, en effet, toujours soutenir que les cellules qui le constituent sont déjà aplaties à un tel point qu'on ne peut plus les voir qu'au niveau de leur noyau. Mais le manque d'endothélium à cette partie de la face profonde de l'épithélium digestif (préestomac), qui constitue le plancher de l'espace vasculaire, est très manifeste.

Digitized by Google

Ainsi donc, au moment de la métamorphose, et immédiatement après elle, l'endothélium vasculaire est très incomplet. Il me paraît qu'il en est de même chez l'adulte. Il est complet dans les parties des vaisseaux longitudinaux qui se sont complètement séparées du tube digestif par étranglement (fig. 146). La figure 146 nous montre le vaisseau médian dans son parcours supérieur; nous sommes au niveau de l'œsophage. Il est à l'état de contraction, ce qui permet de voir très bien l'endothélium, couche cellulaire continue. Sur la figure 145, nous sommes au niveau du préestomac. Là, la voûte seule du vaisseau est formée par la splanchnopleure; son plancher est constitué par la face profonde de l'épithélium digestif. Dans la plus grande partie de son parcours, c'est-à-dire tout le long de l'œsophage et du préestomac, le vaisseau médian est presque toujours, sur les individus fixés, à l'état contracté et vide de globules. C'est que ce vaisseau, qui est afférent par rapport aux tentacules, est le seul réellement pulsatile, présentant des contractions rythmiques; le vaisseau latéral, bien que contractile lui aussi, — tous les vaisseaux le sont à des degrés divers, — est toujours rempli de sang. Dans sa partie inférieure, par contre, au niveau de l'estomac (fig. 147), le vaisseau médian est au contraire généralement dilaté. C'est là que s'accumulent les globules, qui, descendus par le vaisseau efférent (latéral), ont traversé le sinus péristomacal, jusqu'à ce qu'ils fussent en quantité suffisante pour fournir une nouvelle poussée ascendante.

La figure 148 est empruntée à une coupe intermédiaire entre celle des figures 145 et 147; comme la première de celles-ci, elle s'applique à une coupe passant au niveau du préestomac, mais dans la partie inférieure de celui-ci, près du point où il débouche dans l'estomac. Cette figure nous montre aussi l'existence d'un endothélium, peut-être continu, à la voûte de l'espace vasculaire, tandis que ce revêtement manque sur la face profonde du tube digestif.

Dans le sinus péristomacal, l'endothélium est certainement très incomplètement développé, mais il est difficile de donner des figures démontrant absolument son absence. Le fait, c'est que je n'ai jamais rien observé dans cette région qui pût faire croire à l'existence d'un endothélium continu.

Digitized by Google

Si l'on examine, chez de jeunes Vers obtenus par la métamorphose, qui sont seuls assez transparents pour cela, la circulation au contact de la paroi stomacale, on constate que les globules sanguins sortent du vaisseau efférent (latéral) en des endroits, toujours les mêmes, qui apparaissent comme des trous dans sa paroi, visible en coupe optique. On constate aussi que les globules suivent, dans le sinus péristomacal, les différentes parties d'un réseau anastomotique, auquel on ne peut reconnaître aucune paroi propre, sinus réticulé dont on ne peut déterminer le tracé que parce que les globules suivent toujours, à la file, les mêmes voies. Il ne peut s'agir là que de cavités lacunaires, sans parois propres, résultant de ce que certaines parties du réseau péristomacal, constituant un système de canalicules anastomosés, sont réellement ouvertes, tandis que les autres sont réduites à néant par suite du contact intime (peut-être soudure) des faces profondes de l'épithélium stomacal et de la splanchnopleure. Les globules cheminent toujours dans le même sens, sortant du vaisseau latéral pour traverser le réseau péristomacal et aller rentrer dans la région inférieure, élargie en forme de poche (fig. 147), du vaisseau médian.

En résumé, je crois l'opinion de Lang (29) absolument fondée; les *Phoronis* n'ont qu'un endothélium vasculaire discontinu.

3. On sait que, chez les *Phoronis,* et il en est déjà ainsi chez l'Actinotroque, la digestion est, en partie du moins, intraépithéliale : des particules alimentaires, Diatomées, etc., pénètrent dans des papilles de l'épithélium digestif, au sein desquelles elles sont digérées. Cori a décrit, non sans réserves pourtant, des prolongements capillaires du réseau péristomacal, qui pénétreraient à l'intérieur de ces papilles, ce qui expliquerait la présence de globules sanguins rouges dans ces papilles, qu'il a constatée une fois. Je n'ai pas pu trouver de ces espaces lacunaires communiquant avec le sinus péristomacal et occupant le centre des papilles digestives, mais j'ai observé, dans un certain nombre de cas, des plissements, peut-être dus à une contraction accidentelle, qui avaient eu pour résultat la production d'images semblables à celles de Cori; l'épithélium stomacal formant un pli saillant dans la cavité digestive, le sinus péristomacal s'insinue naturellement dans le pli et des globules rouges peuvent y être renfermés. Je crois que c'est

Digitized by Google

là l'interprétation qu'il faut donner au fait observé par Cori (10) et auquel se rapporte sa figure 3 (pl. XXVIII).

4. Cori (10) a donné, dans sa figure 17 (pl. XXVII), l'image d'une coupe optique sagittale dans l'extrémité postérieure d'une jeune *Phoronis;* nous voyons là les deux vaisseaux longitudinaux, longeant, l'un la branche descendante, l'autre la branche ascendante du tube digestif, en continuité directe par une anse située dans le mésentère médian. Je n'ai aucune hésitation à déclarer que cette figure est absolument trompeuse, car, comme nous avons certes pu nous en convaincre, à aucun moment de l'ontogénie les deux vaisseaux ne communiquent l'un avec l'autre autrement que par l'intermédiaire du sinus péristomacal. De celui-ci partent, à l'endroit où l'estomac se continue avec l'intestin terminal, des vaisseaux en cæcum, proéminant dans la cavité du corps. Ces vaisseaux en cæcum, cela est établi, se forment déjà chez la larve; or, nous n'en trouvons aucune trace sur la figure de Cori incriminée; ces vaisseaux en cæcum devraient se trouver là où Cori figure la boucle vasculaire. Maintenant, nous nous trouvons en présence de deux hypothèses : ou bien l'auteur avait réellement affaire à un jeune individu, et c'est vraiment une extrémité postérieure qu'il a représentée; dans ce cas, par suite sans doute d'une trop grande opacité de l'objet, il a mal interprété la disposition existante. Ou bien, et cette hypothèse me paraît plus vraisemblable, il s'est trouvé en présence d'un individu mutilé dont l'extrémité postérieure était en voie de régénération. En effet, des fragments du tronc de l'animal régénèrent des individus complets; les détails de la régénération n'ont pas été étudiés jusqu'à présent, mais on sait que les deux branches du tube digestif se mettent en communication l'une avec l'autre (tout au moins à leur extrémité inférieure) et que, de même, les deux vaisseaux sanguins longitudinaux se soudent l'un à l'autre, de façon à constituer tout d'abord un circuit complet, qui se compliquera par la suite. La figure 17 (pl. XXVII) de Cori (10) me paraît s'appliquer à une extrémité inférieure en régénération; la portion de la branche descendante du tube digestif, qu'il considère comme estomac (*Mg*), ne serait qu'une partie du préestomac — hypothèse que son calibre réduit rend probable — destinée à donner un estomac nouveau. D'autre part, je n'ai jamais pu

Digitized by Google

m'assurer que le mésentère principal fût subdivisé en trois festons dans l'extrémité inférieure d'individus normaux, et, là aussi, je suis disposé à voir des phénomènes de régénération.

5. Les globules rouges sont, chez l'adulte, notablement plus gros qu'ils ne l'étaient au moment de la métamorphose. Chez *Ph. Mülleri*, les globules mesurent, aussitôt après que celle-ci s'est accomplie, de 5-6 μ (fig. 72, pl. III); chez l'adulte, les dimensions sont de 7-10 μ (fig. 147, pl. VII). Il n'en est pas moins certain que les globules préformés de la larve se retrouvent, tout au moins en partie, dans les vaisseaux de l'adulte.

S'occupant de l'origine des globules rouges, Cori (10) semble avoir ignoré que les premiers d'entre eux se forment chez l'Actinotroque, car il ne parle nulle part de ceux-ci. Il exprime au contraire l'opinion que les globules rouges dériveraient des cellules endothéliales, à l'appui de laquelle il donne les figures 2 et 3 (pl. XXVII). Je ne saurais reconnaître aucun caractère démonstratif à ces figures (nous devons, en effet, supprimer par la pensée la teinte rouge donnée aux cellules qui représenteraient des stades de transition entre les cellules endothéliales et les globules sanguins). Cori lui-même n'est d'ailleurs pas très catégorique; il nous dit (p. 547) que, à la suite de ce que les cellules modifiées en globules quittent la paroi vasculaire, il se produit des solutions de continuité dans l'endothélium, qui s'expliquent par ce phénomène de la formation des globules. Mais ces solutions de continuité dans l'endothélium ne résultent-elles pas simplement de ce que l'endothélium est discontinu, de par son origine et de par son état définitif? C'est ce qui me paraît vraisemblable. Je n'ai jamais observé nulle part rien qui ressemblât à des globules rouges en voie de formation, et, quoique je n'aie pas non plus observé de globules en division, je ne vois pourtant pas de raison pour admettre que les globules rouges se multiplient autrement que par la division des globules formés chez l'Actinotroque.

6. Kölliker (24) a décrit dans le sang de la *Phoronis* adulte (*Ph. hippocrepia* ou *Ph. gracilis?*) deux espèces de globules : des rouges, ne mesurant que 4-5 μ (ce qui est très petit), et des blancs, à mouvements amœboïdes, mais peu nombreux. Cori (10) n'a pas observé de globules blancs, et je n'ai pas davantage pu retrouver, chez l'adulte, les beaux globules blancs de la

Digitized by Google

larve (fig. 65). Nos résultats négatifs ne renversent naturellement pas ceux de Kölliker.

7. Je n'ai pas fait une étude complète de ce tissu si particulier qui se trouve dans l'extrémité inférieure du corps, que Kowalevsky (25) avait décrit comme corps adipeux et dont Cori (10) a donné une description plus complète sous le nom de « tissu vasopéritonéal » (*Gefässperitoneal-gewebe*). La manière de voir de Cori, d'après laquelle ce tissu est développé aux dépens de la tunique péritonéale des vaisseaux, est certainement exacte. J'ai pensé qu'il serait intéressant de donner une figure réelle d'une coupe dans ce tissu. La figure 148 représente ce tissu chez *Ph. Mülleri;* la coupe choisie passe au niveau du préestomac; là, le vaisseau latéral, sur lequel se développe le tissu en question, ne s'est pas encore perdu dans le sinus péristomacal; aussi l'image est-elle plus simple et plus démonstrative que plus bas, où le tissu envisagé est compliqué par suite de l'existence des capillaires en cæcum. Ma figure diffère d'ailleurs de la figure 13 (pl. XXVII) de Cori (10), la seule coupe qu'il donne de ce tissu, en ce que, sur ma figure 148, nous avons le tissu développé aux dépens de la tunique péritonéale du vaisseau latéral, tandis que, chez Cori, c'est de la coupe transversale d'un capillaire qu'il s'agit.

Cori considère le tissu vasopéritonéal comme formé d'une seule couche de grosses cellules entourant radiairement la cavité vasculaire. Les noyaux de ces cellules seraient tous périphériques. Ma figure 148 démontre qu'il n'en est en tout cas pas toujours ainsi; on trouve des noyaux, appartenant en propre au tissu péritonéal, à la surface de celui-ci, mais aussi en son milieu et dans sa profondeur, au contact de la couche musculaire du vaisseau. Ma figure, mieux que celle de Cori, montre que le tissu est spongieux, creusé d'énormes vacuoles. Je ne puis décider si celles-ci sont intracellulaires ou bien intercellulaires. Le fait qu'elles renferment des globules sanguins me dispose à admettre la seconde hypothèse, quoique je n'aie pas pu voir de communications entre ces lacunes et la cavité vasculaire. Je n'ai pas suivi en détail le sort des globules rouges passés dans ces espaces, mais il me semble certain qu'ils sont en voie de dégénérescence. Cori (10, p. 556), au contraire, parle de régénération, sans que le contexte me

Digitized by Google

permette de décider s'il y a là une faute ou non; en effet, à la page suivante, il est de nouveau question de « regenerirenden Zellen » (p. 557), tandis que plus bas il est question de l' « Untergang » des globules rouges. — L'examen, encore superficiel, auquel j'ai soumis ce tissu m'a donc montré qu'il méritait d'être soumis à de nouvelles investigations. On sait d'ailleurs que c'est là que se développent les produits sexuels.

8. D'après Cori (10), la paroi des vaisseaux possède deux systèmes de fibres musculaires : des fibres longitudinales, internes, et des fibres circulaires, externes. Cet auteur décrit au revêtement mésodermique de l'intestin les deux mêmes couches, disposées suivant le même ordre, ce qui s'explique, dit-il, puisque les vaisseaux sont des replis de la couche splanchnique du mésoblaste. Il est clair, en effet, que les rapports des deux couches musculaires doivent être les mêmes dans la paroi des vaisseaux et dans celle du tube digestif. Mais ce serait un fait assurément très particulier que de voir, sur l'intestin, les fibres longitudinales à l'intérieur et les fibres musculaires à l'extérieur, car je crois que partout où le tube digestif d'un animal possède un double système de fibres musculaires, c'est la disposition inverse qui existe. Dans la paroi du corps, au contraire, ainsi que chez tous les animaux comparables à ce point de vue, les fibres circulaires sont à l'extérieur et les fibres longitudinales à l'intérieur. C'est-à-dire (si nous nous plaçons au point de vue des couches mésoblastiques, les seules qui importent, puisque ce sont elles qui donnent le système musculaire, et que nous considérions comme superficielle la face de ces couches qui est en contact avec la cavité cœlomique), c'est-à-dire que, dans la splanchnopleure comme dans la somatopleure, les fibres musculaires circulaires sont toujours profondes, et les fibres longitudinales superficielles, autrement dit les plus proches de la cavité cœlomique. Or, chez les *Phoronis,* la somatopleure obéit à la loi générale, tandis que la splanchnopleure ferait exception : c'est dans sa profondeur, au contact de l'épithélium digestif, que se trouveraient les fibres longitudinales, tandis que ce serait dans sa partie superficielle, à l'extérieur par rapport à la cavité vasculaire, que se trouveraient les fibres circulaires. *A priori,* on peut dire qu'il serait étrange de voir la couche somatique du péritoine obéir à la loi générale, et la couche splanchnique se

Digitized by Google

soustraire à cette loi, ces deux couches n'étant en effet que des parties d'un même revêtement cœlomique.

Je me suis appliqué à résoudre cette question, qui me paraît présenter un intérêt général. Je n'y suis pas parvenu, parce que je n'ai jamais pu mettre en évidence la couche longitudinale musculaire du revêtement mésodermique du tube digestif. J'observerai à ce propos qu'aucune des figures de Cori ne me paraît montrer cette couche longitudinale d'une façon démonstrative. La couche circulaire existe manifestement, ainsi que l'on peut s'en assurer déjà chez l'Actinotroque (ex. fig. 71, pl. III). Il semble que, s'il existait des fibres longitudinales, situées, comme le veut Cori, dans la profondeur de la splanchnopleure, une coupe transversale nous les montrerait sous forme de points entre la couche circulaire et la face profonde de la paroi stomacale. Or, je n'ai jamais vu ces fibres longitudinales, la couche circulaire étant toujours au contact immédiat du tube digestif et de la lumière du vaisseau.

Chez l'adulte, la couche circulaire est également très bien développée. C'est certainement elle qui, par une contraction péristaltique, pousse le sang dans les vaisseaux. Sur des portions de paroi vasculaire vues superficiellement, comme sur la figure 143 (pl. VII), je n'ai jamais pu voir que les fibres circulaires. Celles-ci se voient beaucoup mieux sur les vaisseaux contractés, figures 145, 146, où elles donnent l'apparence d'une couche épaisse. Même sur ces vaisseaux contractés, je n'ai pu reconnaître de fibres longitudinales.

Une conséquence — et une preuve — du peu de développement, pour ne pas dire du manque, de fibres longitudinales dans la paroi des vaisseaux longitudinaux, c'est que ceux-ci sont incapables de se raccourcir quand l'animal se contracte. Aussi, tandis que chez l'animal bien étendu les vaisseaux longitudinaux ont un parcours rectiligne ou à peu près, chez l'animal contracté, dont la longueur est réduite au moins des deux tiers, les vaisseaux prennent-ils un trajet sinueux. La même remarque s'applique d'ailleurs aux deux branches du tube digestif. Il me paraît évident que si les vaisseaux et le tube digestif possédaient des fibres musculaires longitudinales, ils se raccourciraient d'une manière appréciable, moins vite peut-

Digitized by Google

être que la paroi du corps, dans laquelle la couche musculaire longitudinale a une grande importance.

Mais si les fibres musculaires longitudinales manquent dans les deux vaisseaux principaux du corps, ou bien sont si réduites que je n'ai pu les voir, elles sont, par contre, relativement bien développées dans la paroi des capillaires en cæcum, qui partent du sinus péristomacal ainsi que du vaisseau latéral (chez la plupart des espèces), et flottent librement dans la cavité du corps. Ces vaisseaux, ainsi que l'on peut l'observer facilement sur le vivant, jouissent d'une contractilité propre; ils se contractent, se dilatent, s'allongent et se raccourcissent indépendamment les uns des autres. Ces mouvements d'allongement et de raccourcissement permettent à eux seuls de conclure à l'existence de fibres musculaires longitudinales. C'est une conclusion que confirment les préparations traitées par l'hématoxyline ferrique, qui colore si fortement les muscles. La figure 142*a* nous montre un capillaire en cæcum contracté et tout entier compris dans la coupe, ou à peine entamé, de sorte que c'est une vue superficielle. Nous constatons l'existence de fibres musculaires longitudinales et de fibres circulaires. On ne saurait décider lesquelles sont externes par rapport aux autres. Sur la figure 142*b* se voit la coupe transversale d'un capillaire également contracté. Les deux systèmes de fibres sont également visibles, tout particulièrement les longitudinales. Mais je n'ai pu, jusqu'ici, décider si elles sont situées à l'intérieur des fibres circulaires, comme le veut Cori (10), ou bien si c'est l'inverse, comme le voudrait, me semble-t-il, la loi générale. Je n'ai pas eu, jusqu'à présent, d'image suffisamment nette de cette disposition, et plutôt que d'admettre la manière de voir de Cori, j'exprimerais l'avis que les deux couches sont enchevêtrées. Sur les capillaires dilatés, bourrés de globules, je n'ai pu mettre les fibres musculaires en évidence, ce qui permet de supposer que l'apparence que donnent les capillaires contractés, montrant de grosses fibres, résulte de ce que des fibres très nombreuses et excessivement ténues, régulièrement espacées sur les vaisseaux dilatés, se réunissent en faisceaux lors de la contraction.

9. Pour la figure 144, voir l'explication des planches.

Digitized by Google

Système nerveux.

On ne connaît du système nerveux des *Phoronis* que des parties épidermiques : un anneau nerveux périœsophagien, suivant la base des tentacules, dont la portion médio-dorsale représente le ganglion central, situé entre la bouche et l'anus. Il s'agit là d'une simple condensation d'éléments qui se trouvent en moins grand nombre dans la profondeur de tout l'épiderme lophophoral, notamment de ces énigmatiques organes lophophoraux, et même dans l'épithélium de l'œsophage, également ectodermique comme on sait. Ce système rudimentaire se complète par le « nerf latéral », gros cordon dont la nature et les rapports sont mal éclaircis, pair chez *Ph. australis*, impair chez les autres espèces. C'est là tout ce que l'on connaît. Je n'ai pas trouvé autre chose.

La figure 134 est une coupe frontale dans le lophophore de *Ph. hippocrepia;* elle passe entre la bouche et l'anus et intéresse le ganglion. Elle coupe aussi le nerf circulaire périœsophagien, situé dans la profondeur de l'ectoderme, là où le diaphragme s'insère à la paroi du corps. Jusqu'à présent, je pense, le ganglion nerveux n'avait été montré que sur des coupes sagittales, d'ailleurs très démonstratives pour illustrer ses rapports avec la bouche et l'anus. La figure 11 (pl. XXIV) de Cori (10) est de ce nombre. Mais la figure 134, coupe frontale, que je donne ici, a l'avantage de montrer les rapports du ganglion avec les organes latéraux; les sillons ectodermiques qui se voient de part et d'autre sont le point de débouché des organes urinaires. Les organes épithéliaux qui se trouvent en dehors sont les organes lophophoraux. On sait que l'accord est loin d'être fait sur la fonction de ces organes. Pour les uns, ils sont glandulaires, pour d'autres, nerveux. Cori (10), qui ne se prononce pas sur leur fonction, les qualifie pourtant de « Sinnesorgane » (p. 553). De mon côté, je ne puis en rien contribuer à éclaircir le mystère qui les entoure. Je ne puis que constater que, dans la profondeur de l'épiderme fortement épaissi qui les compose, se trouvent de nombreuses fibres nerveuses, dont les rapports restent obscurs.

La figure 135 nous donne les détails du ganglion que nous avons vu sur

Digitized by Google

la coupe précédente. Nous constaterons simplement que cet organe consiste en un épaississement peu considérable de l'ectoderme lophophoral; qu'il est cilié, la surface de l'épithélium étant occupée par des noyaux allongés appartenant certainement aux cellules de soutien ciliées, tandis que des noyaux plus gros, arrondis et moins chromatiques, plus profondément situés, doivent être attribués à des cellules ganglionnaires. Dans la profondeur se voit une couche épaisse de substance fibrillaire, coupée suivant la direction des fibres — circulaires, puisqu'elles ne représentent qu'une portion du nerf périœsophagien. Cette masse de substance fibrillaire est fort mal délimitée de nombreux tractus mésodermiques qui traversent la cavité lophophorale en tout sens. Je n'ai pu déterminer si des fibres nerveuses passent dans ces tractus mésodermiques, qui rattachent le ganglion à différents organes, notamment aux vaisseaux sanguins (fig. 134), mais il me semble que c'est une possibilité que l'on ne saurait exclure, attendu qu'il faut bien admettre que le système vasculaire, soumis à des contractions rythmiques, est innervé d'une façon ou de l'autre, ce qui suppose des connexions entre lui et un centre nerveux. Or, le seul centre nerveux connu est le ganglion, et les seuls rapports qu'il ait avec le système vasculaire se font par l'intermédiaire de ces brides mésodermiques qui traversent la cavité lophophorale. Quoique ne l'ayant pas observé, il me semble donc probable que des fibres nerveuses passent dans ces tractus mésodermiques.

La figure 136 est une coupe transversale à travers le nerf circulaire, empruntée à une coupe frontale voisine de celle de la figure 134; cette figure 134 permet de s'orienter facilement dans la figure partielle 136.

Les figures 134 et 136 nous permettent de reconnaître que la membrane basale de l'ectoderme, très peu développée dans la plupart des régions du corps, acquiert une très grande épaisseur au niveau du nerf circulaire, point où s'insère le diaphragme; nous voyons d'ailleurs que la membrane basale s'insinue également entre les deux feuillets qui constituent le diaphragme, preuve qu'elle est d'origine mésodermique. Quant à la nature de cette formation squelettique, nous voyons que la substance qui la constitue est homogène et sans structure, ne renfermant pas de cellules.

Digitized by Google

Quand on y voit des cellules, on peut s'assurer qu'elles sont en continuité avec des replis du péritoine.

Si nous passons maintenant à l'examen de l'épiderme, nous constaterons qu'il représente un épithélium simple, à cellules très allongées, arrivant toutes au contact de la membrane basale, exception faite des cellules glandulaires. Celles-ci sont d'au moins deux espèces : on distingue de nombreuses glandes à contenu très grossièrement granuleux, et d'autres glandes moins nombreuses (dont une seule se voit sur la figure 136), dont le contenu, homogène, se colore très fortement (par l'hémalun dans ce cas). Le contenu de ces glandes fait presque toujours légèrement saillie à la surface de l'épiderme, par un bout arrondi. Il se termine souvent en pointe vers le bas. Ces cellules spéciales ne sont aucunement limitées à la région du nerf circulaire; elles se trouvent également sur les tentacules et dans la paroi du corps (fig. 134). Il semble donc bien que ce soient des cellules glandulaires, sans rapport avec le système nerveux.

Les limites des cellules épithéliales interposées entre les cellules glandulaires sont très nettes, et cela jusque dans la profondeur, jusqu'au contact avec la membrane basale. Là, au contact de celle-ci, se voit une masse, granuleuse à la coupe, qui représente le nerf circulaire; les granulations — coupes des fibrilles — sont relativement assez grosses et peu nombreuses.

La surface libre de l'épiderme est recouverte par une cuticule bien nette, que traverse l'extrémité supérieure du contenu des glandes non granuleuses. Je n'ai pas pu mettre en évidence les cils vibratiles de la surface, cils dont l'existence, à ce niveau, est pourtant vraisemblable.

La figure 138 est une coupe sagittale non tout à fait médiane dans le ganglion central de *Ph. Sabatieri*, empruntée à la même série que la figure 137. Les cellules ganglionnaires sont plus distinctes que sur la coupe frontale du ganglion de *Ph. hippocrepia*, que nous avons vue sur la figure 134.

Il nous reste quelques mots à dire de ce gros cordon si particulier qui a reçu le nom de nerf latéral. Il se trouve, dans la profondeur de l'épiderme, au contact de la membrane basale; sa position correspond à l'insertion des mésentères latéraux sur la paroi du corps. Chez *Ph. australis*, ce cordon existe des deux côtés du corps; chez les autres espèces, il ne se trouve que du

Digitized by Google

côté gauche (fig. 87, n. lat.); il est juste de dire que, chez *Ph. australis*, le nerf du côté droit n'est que très peu développé.

Jusqu'à présent, les connexions de ce cordon avec le système nerveux central n'avaient pu être établies, et sa nature nerveuse, eu égard à sa singulière structure, pouvait laisser certains doutes. C'est ainsi que Cori (10) nous dit que le nerf latéral ne commence qu'à une certaine distance en dessous de la région des organes urinaires; et, plus nouvellement, Torrey (60) a également émis l'avis que le nerf latéral n'est pas en continuité avec l'anneau nerveux périœsophagien.

J'ai pu m'assurer du contraire et constater que cette continuité du cordon longitudinal avec l'anneau nerveux lophophoral existe certainement. Le nerf latéral est surtout développé dans la région moyenne du corps, là où la musculature est la plus puissante, et que nous appellerons région musculaire. Dans la paroi du corps de cette région, il apparaît comme une formation tubulaire, siégeant dans la profondeur de l'épiderme, au contact de la basale; son diamètre égale au moins la moitié de l'épaisseur de l'épiderme (fig. 139). Dans certains cas, il occupe presque toute la hauteur de cette couche. Sa paroi est formée d'une gaine épaisse, fibreuse, réfringente sur le vivant, se colorant en noir par l'acide osmique. Elle apparaît comme formée de membranes emboîtées. Cette gaine renferme des noyaux aplatis. Quant au contenu, sur la consistance duquel il est difficile de se prononcer, il ne laisse reconnaître aucune structure. Il donne l'aspect d'un coagulum et ne se compose en tout cas pas de substance fibrillaire. Cori pense que sa structure autorise la comparaison de ce cordon avec un très gros cylindre-axe, opinion qui peut étonner de la part d'un auteur qui n'avait pas reconnu de rapports entre cet organe et les centres nerveux.

Si l'on suit le nerf vers le haut, on le voit pénétrer dans la profondeur, suivant la face interne de la branche ascendante du canal urinaire gauche. Sur la figure 140, nous retrouvons encore le nerf latéral, considérablement réduit et à contenu indéfinissable, dans une masse ectodermique au fond de laquelle court le nerf circulaire. Quelques coupes plus haut, là où le nerf circulaire se continue avec le ganglion, on perd le nerf latéral, c'est-à-dire qu'il est en continuité avec la substance nerveuse du collier périœsophagien.

Digitized by Google

La cavité en forme de fente que l'on voit sur la figure 140, interposée entre la face interne du canal urinaire et la portion d'épiderme dans la profondeur de laquelle court le nerf circulaire, résulte de la présence d'un repli ectodermique, séparant du lophophore une papille ectodermique sur laquelle débouchent côte à côte l'anus et les deux organes urinaires. Le nerf circulaire qui, comme on sait, laisse en dehors de son parcours ces trois orifices, suit la paroi interne de ce repli ectodermique. Sur la coupe de la figure 140, nous ne sommes plus qu'à une très petite distance en dessous du point où les organes urinaires et l'anus débouchent à l'extérieur. Immédiatement en avant de l'anus, on voit le nerf circulaire se perdre dans une masse ectodermique représentant le ganglion, difficile à distinguer sur des coupes transversales, qui sont à peu près parallèles à sa surface.

La fonction du nerf latéral reste absolument problématique, aucune connexion n'ayant pu être reconnue entre lui et les éléments épidermiques, ni avec le système musculaire.

Le fait qu'il n'existe généralement que du côté gauche est également intéressant. On peut se demander s'il n'y a pas là une relation avec le fait, également général, du développement beaucoup plus considérable du système musculaire du côté gauche que du côté droit. Il pourrait y avoir là une relation de cause à effet, sans que l'on puisse discerner lequel des deux faits a causé l'autre.

Le nerf latéral (fig. 87) est préformé dans la paroi du métasome, avant que celui-ci s'évagine; du moins l'observe-t-on d'une façon très manifeste aussitôt après la dévagination. Il en est de même d'ailleurs du nerf circulaire (fig. 79), dont la portion médio-dorsale — le ganglion — échappe seule à l'examen par suite des bouleversements que subit cette région. Les coupes transversales des Vers nouvellement métamorphosés (fig. 87) nous montrent que l'unilatéralité du nerf latéral et l'asymétrie du système musculaire existent dès le début de la formation de l'adulte, résultant peut-être du mode spécial de développement du métasome.

Digitized by Google

PARTIE THÉORIQUE

VI. — AFFINITÉS DES PHORONIS.

Archichorda, Masterman (39).

C'est sous ce nom que Masterman (39) a réuni les genres ***Phoronis***, ***Cephalodiscus*** et ***Rhabdopleura*** (Diplochorda) avec les Entéropneustes (Hemichorda). Nous nous servirons du même terme pour discuter la valeur de ce groupement; il est à peine besoin de dire que cela n'implique aucunement que nous l'acceptions.

Historique. — Dès 1884, Bateson (1) avait eu l'idée de comparer l'intestin du gland [***Eicheldarm***, Spengel (59)] des Entéropneustes à la notochorde des jeunes Élasmobranches (p. 228), et, dès ce moment, il exprimait l'opinion que le développement embryonnaire direct de ***Balanoglossus Kowalevskyi*** ressemblait beaucoup à celui de l'***Amphioxus*** (p. 231). L'année suivante, Bateson (2) poussa plus loin sa comparaison : il appliqua au diverticule pharyngien le nom de « notochorde » et proposa de ranger les Entéropneustes sous le nom de « Hemichordata » parmi les Chordés. Dans un dernier mémoire, Bateson (3) exposa l'idée que le manque de segmentation des Entéropneustes ne devait pas empêcher de rapprocher ces animaux des Chordés, la « notochorde » et les fentes branchiales qu'ils possèdent, de même que leur système nerveux dorsal étant, à son avis, des caractères suffisants pour justifier ce rapprochement.

Cette idée de Bateson que les Entéropneustes, formant le groupe des Hémichordés, doivent se placer à la base de l'embranchement des Chordés, a été combattue par Spengel (59), cet auteur laissant d'ailleurs la question

Digitized by Google

de la parenté des Entéropneustes en suspens. Elle a été admise par un très grand nombre d'auteurs, parmi lesquels il suffira de citer : Willey (61), qui réunit les « Hemichorda » avec les « Urochorda » et les « Cephalochorda » en un groupe, celui des « Protochordata »; Delage et Hérouard (12), qui admettent le même groupe sous le nom de « Prochordata », et Lankester (31), qui va jusqu'à ranger parmi les « Vertébrés », outre les Craniotes, non seulement les Céphalochordes, mais encore les Urochordes et même les Hémichordes. Goodrich (15) avait d'ailleurs déjà employé plusieurs années auparavant ce même terme de « Vertebrata » dans le sens où Lankester (31) l'applique à son tour. On nous permettra d'exprimer l'avis que, en retirant des « Vertebrata » les « Cephalochorda », pour les réduire aux simples Craniotes, un progrès avait été accompli, la notion de « Vertébré » s'étant précisée à la suite de cette scission. Et nous poserons simplement la question de savoir si c'est un nouveau progrès que de faire rentrer les « Cephalochorda » dans les « Vertebrata », en y plaçant en outre les Tuniciers et les Entéropneustes.

Dans son appendice au mémoire de Mc Intosh (35), paru dans le « Challenger Report », Harmer (19) publia des observations très importantes sur la Morphologie du *Cephalodiscus*, d'autant plus dignes de confiance, qu'elles ont été confirmées par Lang (27) et par Spengel (49, p. 753). Se basant sur la disposition réalisée par le système nerveux dorsal, l'existence d'une paire de fentes branchiales et la présence d'un diverticule pharyngien comparé à la « notochorde » des Entéropneustes, Harmer proposa de placer *Cephalodiscus* à côté de *Balanoglossus*, dans le groupe des « Hemichordata » de Bateson (2). Harmer examina aussi, sans la repousser, la possibilité d'une parenté entre *Cephalodiscus* et *Phoronis*, faisant ressortir que l'on ne connaissait chez ce dernier ni notochorde, ni fentes branchiales, ni pores collaires, ni pores préoraux (« proboscis-pores »). Harmer exprima aussi l'opinion que, malgré la grande ressemblance extérieure de *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, leur parenté restait douteuse, les caractères les plus importants du premier de ces genres ne paraissant pas se retrouver chez le second.

Et cependant, dès sa découverte, le genre *Cephalodiscus* avait été rapproché du genre *Rhabdopleura;* cela résulte du titre même de la description

Digitized by Google

préliminaire du *Cephalodiscus*, fournie en 1882 par Mc Intosh (34), dans laquelle cet auteur indique que Busk et Allman sont arrivés aux mêmes conclusions relativement à la parenté de ces deux genres. Peu après, Lankester (30) les réunissait également sous le nom de « Polyzoa pterobranchia ».

Ultérieurement, Mc Intosh (35), tout en admettant toujours que *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* devaient être placés dans un même groupe, celui des « Aspidophora » (Allman), établit en outre une comparaison entre *Cephalodiscus* et *Phoronis*, comparaison qui lui montra d'ailleurs plus de différences que de ressemblances. Il examine aussi la possibilité d'une parenté entre *Cephalodiscus* et *Balanoglossus*, sur laquelle Harmer (19) avait attiré son attention. Mc Intosh fait observer qu'il avait déjà antérieurement eu l'idée d'une comparaison entre les *Phoronis* et les Balanoglosses, sans arriver pourtant à une conclusion formelle (33).

Ainsi donc, le rapprochement, jusqu'alors admis, entre les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, Harmer (19) avait contesté qu'il fût fondé; il avait montré qu'il n'était basé que sur une ressemblance extérieure, et il indiquait ce qui manquait à *Rhabdopleura* pour ressembler à *Cephalodiscus*.

Fowler (13, 14) n'allait pas tarder à combler la lacune. Ayant fait des observations sur l'organisation de *Rhabdopleura*, il trouva que ce genre possède également un diverticule pharyngien, rappelant celui que Harmer (19) avait découvert chez *Cephalodiscus*. Et, de même que Harmer avait élargi le groupe des Hemichordata de Bateson, originairement borné aux Entéropneustes, pour y placer *Cephalodiscus*, Fowler l'élargit à son tour pour y faire rentrer *Rhabdopleura*. Fowler mentionne la parenté possible entre *Rhabdopleura* et *Phoronis*, mais sans pouvoir se prononcer à ce sujet.

Le groupe des « Hemichordata », dans sa nouvelle acception, réunissant les Entéropneustes avec les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, a été admis par Parker et Haswell (53), non sans réserves toutefois, et sous le nom d' « Adelochordata ». Ces auteurs disent expressément : « The propriety of including the Adelochordata among the Chordata is still *sub judice* » (p. 578). Tout récemment enfin, Haller (18) admet le même groupement, lui attribuant le nom d' « Urchordaten » (ce qui signifie Archicor-

Digitized by Google

dés, mais n'en est pas moins un nom excessivement malheureux à cause de sa ressemblance avec celui d' « Urochordaten »).

Le groupe des « Hemichordata » n'avait cependant pas encore fini de grandir. Dans une note préliminaire sur la structure et les affinités du genre *Phoronis*, basée sur l'étude de l'adulte seul, Masterman (36) émit l'opinion que le groupe des « Hemichordata » devait être augmenté une fois de plus et donner asile au genre *Phoronis*. Dès lors, cet auteur soupçonnait qu'une nouvelle étude de l'Actinotroque révélerait quelque trace d'un organe homologue à la notochorde (p. 64).

Et de fait, peu après, Masterman (37) annonçait la découverte, chez cette larve, de deux diverticules stomacaux à structure vacuolisée, dont il dit : « I think there can be no reasonable doubt that these two hypoblastic vacuolated diverticula have the morphological value of a notochord » (p. 133). Sur quoi les *Phoronis* sont retirés des « Hemichorda », pour former à eux seuls la division des « Diplochorda », celle-ci constituant avec les « Hemichorda » [ramenés aux « Hemichordata » de Fowler (14)] le groupe des « Trimetamera »; les Chordés comprenant, d'une part, les « Trimetamera » et, d'autre part, les « Polymetamera ».

Mais cette seconde classification n'était, elle non plus, que provisoire. L'étude du *Cephalodiscus* conduisit Masterman (39) à l'idée que ce genre possède également des rudiments de notochorde paire. En conséquence, *Cephalodiscus* est à son tour retiré des *Hemichorda* pour être placé à côté de *Phoronis* dans les *Diplochorda*, et *Rhabdopleura* suit le sort de *Cephalodiscus*. Les *Hemichorda* sont donc réduits aux seuls Entéropneustes, et le nom d' « Archichorda » remplace celui de « Trimetamera » pour les *Hemichorda* réunis aux *Diplochorda*.

Dans ses publications ultérieures, portant les unes sur *Phoronis* (45, 46, 47), d'autres sur *Cephalodiscus* (40, 42, 43, 48), ainsi que dans des considérations d'ordre théorique (41, 44), Masterman a maintenu le groupe des *Archichorda* dans sa dernière forme et précisé les caractères de ce sous-embranchement. Ce n'est pas, pourtant, qu'il n'ait suggéré un nouveau changement : « I now am inclined to believe that this name [Diplochorda] will probably have to be used not only for the three *Cephalodiscus*, *Phoro-*

Digitized by Google

nis and *Rhabdopleura;* but to enclude Enteropneusta as well » (42, p. 362). Cette opinion est basée sur la découverte de soi-disant « pleurochordes » paires (?) chez *Tornaria.*

Delage et Hérouard (11) étaient, de leur côté, arrivés à l'idée de réunir les genres *Phoronis, Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* en une classe, celle des « Axobranches », placée dans l'embranchement des « Vermidiens », tandis que les Entéropneustes trouvent asile dans l'embranchement des « Procordés ». Les auteurs reconnaissent cependant que « les traits de ressemblance du *Balanoglossus* avec le *Cephalodiscus* sont si frappants que nous avons longtemps hésité à placer le premier parmi les Axobranches ou le second parmi les Procordés. L'affinité de ces deux êtres est universellement reconnue » (12, p. 314).

Quant à Lankester (31), qui, nous l'avons vu, place les Hemichorda (= Entéropneustes seuls) dans les « Vertébrés », il admet un groupe des « Diplochorda », dont, à son avis, les relations sont encore obscures (p. 5). On ne saurait d'ailleurs décider si, dans son esprit, ce groupe est restreint aux *Phoronis,* ou bien s'il y admet aussi les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura.*

Il résulte de ce qui précède que, seul, Masterman (39) réunit en un seul groupe, celui des « Archichorda », les Entéropneustes (Hemichorda) avec les *Phoronis, Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* (Diplochorda), tandis que beaucoup d'autres auteurs, sans admettre ce groupe dans son intégrité, reconnaissent des affinités entre deux ou trois de ses constituants.

Le rapprochement des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* est très généralement admis, et, dans l'état actuel de nos connaissances à leur sujet, eu égard surtout à l'ignorance complète où nous sommes relativement à leur ontogénie, il est difficile de se refuser à l'admettre, au moins provisoirement.

L'idée de Harmer (19) de réunir aux Entéropneustes (Hemichordata) le genre *Cephalodiscus,* idée amendée par Fowler (14), qui propose d'ajouter *Rhabdopleura* à ce même groupe, celui des « Hemichordata », souche des Chordés, a également trouvé des adhérents : les uns se sont bornés à changer le nom du groupe, ainsi Parker et Haswell (33), qui emploient le

Digitized by Google

terme d' « Adelochordata », et Haller (18), qui le désigne sous le nom d' « Urchordaten »; les autres, Lang (28) et Willey (61), donnent simplement les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* à la suite des Entéropneustes. Plus nouvellement, à vrai dire, Willey (62, 63) se montre en réalité disposé à réunir dans un même groupe, celui des « Branchiotrema », les animaux que Masterman (39) range dans les « Chordata » élargis. La différence de nom résulte de ce que Willey considère les fentes branchiales comme plus caractéristiques de ce groupe que la notochorde, tandis que Masterman conserve le nom qui implique avant tout l'existence d'une notochorde. Les « Branchiotrema » de Willey se divisent en « Hemichorda » (Ptérobranches et Entéropneustes), « Protochorda » (Urochordés et Cephalochordés) et « Vertebrata ». Mais il semble que Willey applique le terme de « Pterobranchia » dans le sens même où Lankester (30) l'avait employé, c'est-à-dire pour *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, tout en admettant une affinité entre ces deux genres et *Phoronis*. Willey (62, p. 223) regrette que Delage et Hérouard (12) n'aient pas placé les Ptérobranches dans le volume des Procordés, mais il ne dit pas explicitement si, à son avis, le genre *Phoronis* aurait dû les y accompagner. Tout nouvellement, enfin, cet auteur nous parle des « Prochordata (including for the present occasion the Enteropneusta, Tunicata, and Cephalochorda)... » (64, p. 728), d'où il résulte qu'il est assez difficile de se faire une idée nette des affinités que Willey est disposé à admettre entre ces différents groupes. Mais son système ne diffère que par des différences de détail de celui de Masterman (39), et surtout par des différences de noms résultant d'un désaccord au sujet des caractères auxquels il faudrait, selon eux, donner la priorité.

Quant au rapprochement du genre *Phoronis* avec les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, dont la possibilité avait déjà été envisagée successivement par toute une série d'auteurs, il n'a été admis formellement que par Delage et Hérouard (11) — « Axobranches », ainsi que par Masterman (39) — « Diplochorda », ce dernier reconnaissant en outre la parenté des trois genres avec les Entéropneustes, idée que les auteurs français accueillent d'ailleurs également, le *Cephalodiscus* établissant le trait d'union entre les Procordés et les Axobranches.

Digitized by Google

Les idées de Masterman (39), qui l'ont conduit à l'établissement du groupe des « Archichorda », sont donc en grande partie partagées par d'autres auteurs. Cependant, c'est à Masterman seul que nous allons maintenant demander :

Quels sont les caractères généraux des « Archichorda » ?

A quoi Masterman répond :

1. Segmentation archimérique, en « protomère », « mésomères » et « métamère ». Peu ou point de segmentation métamérique (39, p. 335).
2. Système nerveux épidermique ; ganglion central dorsal (à la limite entre protomère et mésomère, ou bien dans le mésomère); anneaux préoral et post-oral ; troncs dorsal et ventral.
3. Mésoderme réparti en quatre sacs coelomiques (à l'origine protomère impair ; mésomères pairs et métamère impair, le premier et le dernier ayant une tendance à acquérir la condition bilatérale). Pores protocœliques, mésocœliques et métacœliques.
4. Système musculaire surtout développé dans le protocèle.
5. Système squelettique mésodermique, de tissu chondroïde.
6. Système vasculaire, avec cœur dorsal, sous-neural ; vaisseaux dorsal et ventral et un sinus péristomacal.
7. Tube digestif simple, avec :
8. Notochordes paires (ou tôt fusionnées en une seule) ;
9. Fentes branchiales, une paire ou plusieurs paires ;
10. Glande sous-neurale, s'ouvrant primitivement dans le stomodéum.
11. Gonades confinées aux métacèles.
12. Organe de fixation, porté par le métamère (« ventral sucker »).

Les *Phoronis* adultes seraient modifiés principalement par la perte du protomère, de la glande sous-neurale et des notochordes.

Sans vouloir examiner la question, qui sortirait de notre cadre, de savoir jusqu'à quel point un animal réalisant les conditions qui viennent d'être

Digitized by Google

énumérées mériterait d'être placé parmi les Chordés, voire même dans un groupe d'Archichordés (ou d'Adelochordés), nous allons reprendre un à un les caractères que Masterman (39) attribue à son groupe des « Archichorda », et comparer, à leur propos, les *Phoronis* avec *Cephalodiscus, Rhabdopleura* et les Entéropneustes.

1. Segmentation archimérique. — La théorie de la segmentation archimérique, que Masterman avait déjà esquissée dans son premier mémoire sur les Diplochordés (39), a fait l'objet d'une publication spéciale, dans laquelle cet auteur l'étend à toute une série d' « Archicœlomata » [Echinodermata, Archichorda, Chaetognatha, Brachiopoda (larvaires), Ectoprocta]. Elle est basée sur l'hypothèse d'après laquelle le type ancestral des Chordés (et de plusieurs autres groupes) serait un polype tétraradié, qui aurait acquis la symétrie bilatérale, de telle sorte que l'une des poches cœlentériques devint antérieure (« protomère »), deux latérales (« mésomères ») et la quatrième postérieure (« métamère »). Masterman fait d'ailleurs lui-même la remarque que cette segmentation archimérique n'a rien à faire avec la segmentation vraie ou segmentation métamérique. Celle-ci serait une acquisition secondaire, résultant de la « segmentation métamérique du métamère », ce segment primitivement impair et non segmenté, pouvant préalablement devenir pair, condition réalisée chez les Entéropneustes (41).

Willey (63, p. 314) a déjà fait remarquer que le terme de métamère, dans le sens où l'emploie Masterman, est inadmissible, et il propose à sa place le nom d' « opisthomère ».

On ne peut méconnaître l'originalité de la théorie de la segmentation archimérique défendue par Masterman (39), théorie à laquelle les observations de Mc Bride (32) sur le développement de l'*Amphioxus* apporteraient de nouveaux arguments... si elles étaient confirmées. Mais cela nous éloignerait trop de notre sujet que de faire la critique de cette théorie; il était indispensable de définir ce que Masterman entend par segmentation archimérique, celle-ci étant le caractère essentiel des Archichordés, mais nous ne saurions suivre cet auteur dans les nombreuses considérations théoriques étayant son hypothèse. Je m'étonne seulement qu'il n'ait pas tenu

Digitized by Google

compte, dans sa discussion, de l'existence des polypes du type Cérianthe, qui, avec leurs loges médianes et leur segmentation partant de la loge postérieure, offrent un intérêt très grand dans toute discussion relative à l'origine de segmentation métamérique.

Voyons comment, maintenant, les différents Archichordés répondent à la condition de segmentation archimérique, qui leur est imposée en premier lieu. Il est incontestable que, parmi les Archichordés, les Entéropneustes, par la disposition de leurs cavités du corps, présentent le caractère nettement défini de la segmentation archimérique. Ils sont subdivisés en trois segments, qui n'ont toutefois pas la valeur de métamères, ce que Masterman a fort bien compris quand il a retiré le nom de « Trimetamera » pour le remplacer par celui « d'Archichorda ». D'autre part, il semble établi, les observations de Harmer (19) à ce propos n'ayant subi que des confirmations, que le *Cephalodiscus* se trouve dans le même cas, tandis que, en ce qui concerne *Rhabdopleura*, nous nous trouvons dans l'incertitude, les observations de Fowler (14), tendant à démontrer l'existence de la même subdivision du corps chez cet animal, ayant été contestées depuis par Conte et Vaney (9), dont la communication est cependant tout à fait insuffisante.

Quant aux *Phoronis*, enfin, il est nécessaire de distinguer entre la larve et l'adulte, Masterman (39, p. 364) pensant que le « protomère » de la première se perd au moment de la métamorphose. Les observations anciennes de Caldwell (7), confirmées par Ikeda (23) et Goodrich (17), ainsi que par l'auteur du présent mémoire, montrent à l'évidence que, chez l'Actinotroque, le lobe préoral n'a pas la valeur d'un segment (fût-ce d'un segment archimérique), mais que le corps n'est subdivisé qu'en deux parties distinctes, l'une prétentaculaire, dont le lobe préoral n'est qu'une dépendance, l'autre posttentaculaire, ces deux régions présentant de telles différences qu'il semble inadmissible de les considérer comme des segments, ce qui ressortira d'ailleurs surtout de ce que nous aurons à dire, ci-après, des cavités du corps. Toujours est-il que l'Actinotroque elle-même ne présente pas la segmentation archimérique, c'est-à-dire la subdivision en trois régions indépendantes à laquelle Masterman applique ce nom. Dans ces conditions, que l'épistome de l'adulte corresponde ou non au lobe préoral de

Digitized by Google

la larve, il ne saurait être question de segmentation archimérique chez le *Phoronis*, et nous voyons ce genre se dérober au caractère essentiel des Archichorda, la trimétamérie.

En ce qui concerne les *Phoronis* adultes, Masterman est le seul auteur qui ait, à un moment donné (36), reconnu chez eux une subdivision du corps en trois régions, l'épistome, la région tentaculaire, et le tronc. Les autres auteurs ont toujours été d'accord pour reconnaître dans l'épistome une simple dépendance de la région tentaculaire. Plus tard (39, pp. 336 et 364), Masterman admet que les *Phoronis* adultes ont perdu le protomère. Plus tard encore (41, p. 292), il revient à l'idée de la persistance du protomère chez l'adulte : « As in the Brachiopoda, the protocœle communicates secondarily with the mœsocœles... » Voilà qui est, d'après les dernières recherches, aussi inexact pour les Brachiopodes que pour les *Phoronis*. En réalité, chez ceux-ci, que l'épistome de l'adulte corresponde ou non au lobe préoral de la larve (et il est à peu près certain que c'est la négative qui est exacte), on ne saurait le considérer comme un segment distinct, et, à aucun moment de leur existence, les *Phoronis* ne répondent au caractère essentiel des Archichorda, la segmentation archimérique. Il est clair que, ce caractère étant réalisé chez les Entéropneustes et le *Cephalodiscus* (et *Rhabdopleura?*), nous nous trouvons en présence d'une différence importante entre les *Phoronis* et les autres soi-disant Archichordés.

2. Système nerveux. — Il est vrai que, chez tous les Archichorda, le système nerveux est épidermique et le principal centre nerveux dorsalement placé, ce dernier se séparant d'ailleurs de l'épiderme chez les Entéropneustes, tandis que le ganglion cérébral lui-même est épidermique chez les Diplochorda. En outre de cette différence, relative au centre principal, séparant les Entéropneustes des Diplochorda, nous trouvons chez les premiers un système nerveux beaucoup plus compliqué que chez les seconds, les dispositions que Masterman attribue au système nerveux des Archichorda en général n'étant en effet réalisées que chez les Entéropneustes. Ainsi que cela ressort de ce que nous avons vu plus haut (p. 65), la description que Masterman (39, p. 293) a donnée du système nerveux

Digitized by Google

de l'Actinotroque renferme des détails manifestement inspirés par la comparaison avec les Entéropneustes; ces détails n'ont été retrouvés par aucun des successeurs de Masterman. La comparaison tentée par celui-ci entre les systèmes nerveux des Entéropneustes et de l'Actinotroque a trouvé son expression dans les schémas des figures 46 et 47 (39, pl. 22), ces schémas montrant une analogie de structure allant jusqu'à l'identité. En réalité, les troncs dorsal et ventral qui régneraient dans le tronc de l'Actinotroque n'ont pas d'existence réelle, et, dans ces conditions, on ne saurait sérieusement soutenir que le plan de structure du système nerveux de la larve des *Phoronis* soit identique à celui des Entéropneustes.

Quant au système nerveux des *Phoronis* adultes, il se compose essentiellement d'un anneau périœsophagien, dont le ganglion central n'est qu'une portion différenciée. Il existe en outre le nerf latéral, impair et gauche chez la plupart des espèces, en continuité, nous l'avons vu (p. 100), avec l'anneau périœsophagien. Ce nerf est pair chez *Ph. australis*. Masterman (36) admet que cette dualité est primitive, hypothèse qui me paraît fondée. Adoptant alors et amplifiant l'idée ingénieuse autrefois suggérée par Wilson (65) [d'après laquelle la forme actuelle des *Phoronis* s'expliquerait par le fait que leurs ancêtres, à anus terminal, auraient contracté l'habitude de vivre incurvés en U, la courbure étant dorsale, de telle sorte que l'extrémité postérieure vînt se placer contre et immédiatement en arrière de l'extrémité antérieure; stade auquel aurait succédé la soudure des deux branches de l'U, le tube digestif conservant seul sa courbure...], Masterman (36), inspiré du désir de trouver chez les *Phoronis* un cordon nerveux dorsal, suggère que les deux nerfs latéraux représentent un seul cordon primitivement médian et dorsal (chez l'animal à anus terminal), secondairement subdivisé en deux moitiés rejetées sur les côtés. C'est là une idée qui pourrait se défendre si l'on adoptait l'hypothèe de Wilson. [Voir les schémas 1, 2 et 3 de Masterman (36), illustrant très clairement cette hypothèse, mais ne la démontrant malheureusement pas.]

Quoi qu'il en soit de cette discussion, tendant à démontrer que le nerf est peut-être d'origine médio-dorsale, il n'en est pas moins vrai que ce nerf, pair ou non, des *Phoronis*, de constitution si particulière, est un attribut

Digitized by Google

spécial à ce genre; on ne peut certainement pas les considérer comme une partie du système nerveux central. Il est possible qu'il soit en rapport avec la musculature également spéciale des *Phoronis*.

A vrai dire, le système nerveux des *Phoronis* diffère moins de celui des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* (où il est d'ailleurs peut-être insuffisamment connu) que de celui des Entéropneustes, parce que ceux-ci sont déjà plus compliqués. Mais il est, chez les trois premiers genres, si peu développé, résultat évident de leur vie sessile et état secondaire, qu'il n'est guère possible de faire entrer fructueusement en ligne de compte ce système nerveux rudimentaire quand il s'agit de discuter les affinités de ces genres. Toujours est-il qu'il me paraît difficile de décider si les caractères du système nerveux doivent rapprocher les *Phoronis* des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, plutôt que des Bryozoaires; c'est ce qu'une connaissance plus complète du système nerveux des deux derniers genres pourra seule montrer. Quant au rapprochement des *Phoronis* avec les Entéropneustes, je ne puis trouver dans leurs systèmes nerveux respectifs que des raisons pour le combattre.

3. Cavités du corps. — Tandis que la formation des cavités du corps des *Phoronis* peut actuellement passer pour élucidée, il n'en est pas de même chez les autres groupes que Masterman (39) place dans ses Archichorda : nous ne savons rien du développement de *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, et nos connaissances du développement des Entéropneustes à ce sujet sont également insuffisantes, si nous considérons que l'origine du cœlome du gland de ces animaux est inconnue chez les espèces à *Tornaria*, l'origine de cette cavité, aux dépens d'un diverticule entérocélien impair et médian, chez une espèce à développement direct (*Bal. Kowalevskyi*), telle que l'a décrite Bateson (1), paraissant d'autre part mal établie à Spengel (59, p. 412). Mais, quelle que soit d'ailleurs l'origine du « protocèle » des Entéropneustes, le fait est que ce groupe possède cette cavité, tandis qu'elle manque chez l'Actinotroque, la cavité préorale de celle-ci n'étant qu'une partie non séparée de la cavité préseptale, cette cavité étant d'ailleurs hœmocélique et non pas cœlomique. D'autre part, l'origine des mésocèles et

Digitized by Google

des métacèles des Entéropneustes, aussi bien dans le développement indirect que dans le développement direct, aux dépens de deux paires distinctes de diverticules entérocéliens, semble un fait bien établi. Nous avons vu que rien de semblable ne se produit dans le développement des *Phoronis,* et quelque cœnogénétique que puisse être la formation de leurs cavités du corps, il ne saurait, je pense, être question de la faire rentrer dans le schéma des Entéropneustes. Ni par leur développement, ni par la disposition qu'elles réalisent chez l'Actinotroque achevée, ni par celles qui existent chez les *Phoronis* adultes, les cavités du corps de ceux-ci ne sauraient se comparer à celles des Entéropneustes.

Par contre, les cavités du corps paraissent présenter les mêmes subdivisions chez *Cephalodiscus* que chez *Balanoglossus,* et c'est assurément un point très important qui rapproche ces animaux. Quant à *Rhabdopleura,* il est difficile de se prononcer à son sujet, Fowler (13, 14) étant d'avis que les cavités du corps correspondent, chez ce genre, à celles des *Cephalodiscus* et Balanoglosses, tandis que le fait est contesté par Conte et Vaney (9), d'après lesquels les points essentiels de la description de Fowler seraient inexacts, les Rhabdopleures ayant une cavité du corps, très probablement non cœlomique indivise; mais la communication préliminaire de ces auteurs ne permet pas de prendre parti dans cette question.

En ce qui concerne les orifices mettant les cavités du corps en communication avec l'extérieur, chacun des trois « segments » des Archichorda doit avoir typiquement une paire d'ouvertures, les pores métacéliques pouvant d'ailleurs être transformés en orifices externes des organes génitaux. A l'origine, Masterman (36) décrivit aux *Phoronis* adultes deux pores collaires et deux orifices métacéliques, ceux des organes urinaires. Ces pores collaires de l'adulte [... « each collar cavity has a short diverticulum which ends in a minute aperture to the exterior, the collar pore » (36, p. 62)], qui auraient échappé à tous les autres auteurs, Masterman (41, p. 308) semble y avoir implicitement renoncé, de telle sorte qu'il reste établi que les *Phoronis* adultes n'ont qu'une seule paire d'orifices cœlomiques, ceux des néphridies, mettant la cavité du tronc en communication avec l'extérieur.

Quant à l'Actinotroque, Masterman avait au début (39) décrit chez elle,

Digitized by Google

outre les néphridies déjà connues, l'existence de pores préoraux (proboscis pores) et, avec quelques réserves, d'une paire de pores métacéliques, à l'existence desquels il a d'ailleurs renoncé — formellement cette fois — depuis lors (47). Mais, en ce qui concerne les « proboscis pores », s'il est convenu (46) qu'ils sont sujets à manquer parfois, il n'en maintient pas moins leur existence (47). Or, nous l'avons vu, ni Ikeda (23), ni Menon (49), ni Goodrich (17), ni enfin nous-même, nous n'avons pu retrouver ces pores. Nous avons vu aussi que la nature hœmocélique de la cavité préorale nous permet d'affirmer catégoriquement que ces orifices n'existent pas.

Ainsi donc, les *Phoronis*, tant larvaires qu'adultes, se dérobent à un nouveau caractère d'importance essentielle des Archichorda : ils ont, au lieu de trois paires d'orifices cœlomiques, une seule paire de ces orifices. Par contre, les orifices existent dans chacun des trois « segments » des Entéropneustes, et il paraît en être de même chez *Cephalodiscus*. *Rhabdopleura* doit, ici encore, rester en dehors de la discussion.

4. Système musculaire. — Il est de fait que la trompe des Entéropneustes et le lobe préoral des *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* constituent des régions très musculeuses ; et le petit épistome des *Phoronis* est également doué d'une très grande contractilité. Mais si le « protomère » des Entéropneustes joue un rôle dans la locomotion de ces animaux (en fouillant le sol), s'il contribue aux déplacements qu'exécutent *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, il n'en est assurément pas de même chez les *Phoronis*, dont le tronc est la région musculaire par excellence, la musculature qui y est développée étant d'un caractère absolument spécial à ce genre. Nous avons vu que, chez l'Actinotroque également, le lobe préoral — qui ne représente d'ailleurs pas un protomère — n'a qu'une musculature très réduite, les fibres qui traversent sa cavité, auxquelles Masterman (39), toujours guidé par les Entéropneustes, attribuait une nature musculaire, n'étant rien de plus que des fibres mésenchymatiques ; chez l'Actinotroque comme chez l'adulte, c'est dans la région du tronc que la musculature est le plus développée.

Mais il ne me paraît pas que l'on doive exagérer l'importance des dif-

Digitized by Google

férences présentées par l'appareil musculaire d'animaux ayant un genre de vie aussi différent que ceux qui constituent le groupe des Archichorda. Ces différences pourraient être secondaires et le résultat d'adaptations. Ce que nous devons nous borner à acter, c'est que si les Entéropneustes, *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* réalisent, jusqu'à un certain point, la condition du système musculaire prépondérant dans le « protomère », les *Phoronis* ne répondent de nouveau pas à cette condition — peu importante peut-être.

5. Système squelettique. — Les différents constituants du groupe des Archichorda n'ont, en fait de squelette, que des membranes limitantes, principalement développées au contact de l'épiderme et du feuillet pariétal du mésoderme, ou bien entre deux lamelles mésodermiques, ces membranes limitantes présentant une plus grande épaisseur là où une plus grande rigidité est utile. Dans certains cas, la membrane basale s'épaississant très fort, la structure peut avoir une certaine analogie avec celle d'un tissu cartilagineux. Mais les parties différenciées varient de nouveau d'une subdivision à l'autre, ce qui est en rapport avec les différences considérables affectées par le système musculaire; de telle sorte que le « squelette », d'ailleurs très peu développé, des différents Archichorda est de valeur absolument nulle pour la discussion de leurs affinités.

Quant à l'idée autrefois émise par Masterman (37), d'après laquelle les *Phoronis* auraient : .. « a well-developed mesoblastic skeleton of chondroid tissue comparable to that of the Vertebrata, replacing, in them, the notochord »... (p. 129), elle est insoutenable; les diverticules stomacaux que Masterman (37, 38, 39, 40, 42, 46, 47) considère comme représentant la notochorde chez l'Actinotroque, ne sont pas « remplacés » par le tissu chondroïde de l'adulte, ainsi que c'est le cas pour les Vertébrés; ces diverticules de la larve des *Phoronis* sont absolument sans rapport aucun avec les organes de soutien qui se développent chez l'adulte. Nous pouvons ajouter que si, chez les Entéropneustes, les membranes squelettiques ont parfois une structure chondroïde, rien de semblable n'a été observé jusqu'ici chez les *Phoronis*.

Digitized by Google

6. Système vasculaire. — D'après Masterman (39), le système vasculaire des Archichorda serait caractérisé par un cœur dorsal sous-neural [un caractère qui, soit dit entre parenthèses, les éloigne quelque peu des Euchorda], par des vaisseaux dorsal et ventral et un sinus péristomacal. En réalité, les Entéropneustes sont, ici encore, seuls à répondre à ces conditions, très nettes, il faut le reconnaître. Toutefois, à en juger d'après les dernières observations de Masterman (48), le genre *Cephalodiscus* présenterait des dispositions vasculaires presque identiques. Quant à *Rhabdopleura*, nos connaissances au sujet de son appareil vasculaire sont nulles, et les contestations qui viennent de surgir à propos de ses cavités du corps (9) ne nous permettent de nouveau pas de la faire entrer dans cette discussion. En ce qui concerne les *Phoronis*, enfin, si nous considérons d'abord l'Actinotroque, les observations de Masterman (39) tendaient à démontrer une analogie frappante entre son système vasculaire et celui des Entéropneustes; mais ces observations sont absolument controuvées dans tous leurs points les plus essentiels. En réalité, l'appareil circulatoire de l'Actinotroque, si l'on peut donner ce nom aux ébauches vasculaires qui seules existent chez elle, n'est en rien comparable à celui des Entéropneustes. Si nous envisageons maintenant les *Phoronis* adultes, nous nous rappellerons que le vaisseau médio-dorsal est afférent aux tentacules et qu'il est le seul qui possède une pulsation rythmique. Nous pouvons donc, jusqu'à un certain point, lui attribuer la valeur d'un cœur, et celui-ci est effectivement placé à la face dorsale de la branche descendante du tube digestif; et, de par son origine, il est bien réellement médio-dorsal; mais, ni chez l'Actinotroque ni chez l'adulte, il ne présente aucun rapport avec le système nerveux. Il n'existe jamais de « sinus sous-neural ».

Quant au vaisseau efférent, il est latéral chez l'adulte, et nous avons vu qu'il est latéral dès son origine, et non pas médio-ventral, comme on l'a pensé jusqu'à présent, c'est-à-dire qu'aucune donnée ontogenétique ne permet de considérer le vaisseau latéral comme d'origine médio-ventrale. Il me semble qu'une autre hypothèse serait tout au moins aussi bien justifiée : si nous tenons compte de l'asymétrie considérable du tronc des *Phoronis*, se traduisant par un développement plus grand de la moitié gauche du

Digitized by Google

corps, le système musculaire étant beaucoup plus fort à gauche qu'à droite, et le nerf latéral existant du côté gauche, tandis qu'il manque du côté droit (ou bien s'y trouve très fortement réduit — *Ph. australis*), si nous tenons compte de ces faits, nous sommes autorisé à poser tout au moins cette question : N'y a-t-il pas eu à l'origine deux vaisseaux latéraux, efférents l'un et l'autre, l'un du côté gauche et l'autre du côté droit? Le droit ne peut-il pas avoir disparu par suite de l'atrophie relative de cette moitié du corps? Et si nous étions disposé à répondre par l'affirmative, nous verrions dans ce fait que le vaisseau latéral se bifurque à son extrémité supérieure, — ce que nous sommes autorisé à traduire en disant que, dans cette extrémité, il y a deux vaisseaux latéraux, un droit et un gauche, — un argument très favorable à notre opinion. Le vaisseau latéral, tel qu'il existe actuellement, a la forme d'une fourche à manche très long; que l'on suppose d'autres proportions à cette fourche : que les dents soient longues, et le manche très court; que l'on suppose que le manche disparaisse tout à fait, et l'on aura deux vaisseaux latéraux symétriques, régnant dans toute la longueur du tronc. Certes, je ne veux pas dire que cette hypothèse soit démontrée; je me suis seulement attaché à montrer qu'elle est au moins aussi vraisemblable que celle qui considère le vaisseau latéral comme d'origine médio-ventrale. En cet état de choses, nous ne sommes certainement plus autorisé à admettre comme certaine l'existence, chez les *Phoronis*, d'un vaisseau morphologiquement médio-ventral. Quelle que soit d'ailleurs l'hypothèse à laquelle nous nous arrêtions, le système circulatoire des *Phoronis* n'en est pas moins absolument particulier à ce genre. Et il y a là un caractère de plus qui éloigne les *Phoronis* de tous les autres Archichorda, — sans que cela les rapproche plus intimement d'aucun autre animal connu! Le système sanguin des *Phoronis* a toujours été la pierre d'achoppement à laquelle se sont buté ceux qui ont cherché à déterminer les affinités de ce genre. Ce caractère a été le principal obstacle au rapprochement de ces animaux avec les Bryozaires. N'est-ce pas qu'on lui a attribué une importance exagérée dans cette discussion? Je suis, pour ma part, assez disposé à l'admettre, et à considérer l'appareil vasculaire des *Phoronis* comme une acquisition nouvelle, rendue nécessaire par la vie franchement tubicole de ce

Digitized by Google

genre. Il est inutile d'entrer dans les développements que comporterait cette manière de voir. Je me bornerai à remarquer qu'elle est opposée à une opinion exprimée par Lang (26, p. 101), qui pense que la vie sessile doit tendre à réduire le système sanguin; il me semble que le contraire doit souvent se produire.

7. Tube digestif. — Masterman (39, p. 363) qualifie le tube digestif des Archichorda de « simple », mais c'est là une appréciation qui variera évidemment suivant le terme de comparaison que l'on choisira. En réalité, le tube digestif laisse reconnaître, chez les différentes subdivisions des Archichordés, un certain nombre de régions plus ou moins tranchées, dont l'origine aux dépens des feuillets primordiaux est assez mal définie et dont les homologies sont loin d'être établies. Sans doute ne faut-il pas exagérer l'importance du fait que le tube digestif est droit chez les Hemichorda, tandis qu'il présente une courbure dorsale chez les Diplochorda. Ainsi, on n'a jamais songé à opposer cette différence au rapprochement proposé entre les Entéropneustes et *Cephalodiscus*, parce que ces animaux ont d'autres traits d'organisation, plus importants, en commun. Mais on ne pourrait pas non plus tirer argument en faveur du bien fondé du groupe Diplochorda de ce que ses différents membres possèdent un tube digestif incurvé. Cette incurvation, qui se retrouve dans d'autres groupes, n'est certainement pas primitive, mais elle doit être considérée comme un résultat de la vie sessile et tubicole [Lang (26, 27)].

Le tube digestif n'a donc pas de valeur pour la discussion des affinités des différents groupes constituant les Archichorda.

Mais les deux caractères qui suivent, tirés de certaines différenciations du tube digestif, ont une beaucoup plus grande portée et méritent d'être discutés de plus près.

8. Notochorde. — Nous avons vu que Bateson (1, 2) a comparé l'intestin du gland [*Eicheldarm*, Spengel (59)] des Entéropneustes à la notochorde des Chordés, comparaison qui a été acceptée par un grand nombre de morphologistes.

Digitized by Google

Harmer (19) a trouvé, chez *Cephalodiscus,* un diverticule pharyngien dont il a soutenu l'homologie avec la « notochorde » des Entéropneustes, et Fowler (14), à son tour, a décrit chez *Rhabdopleura* un diverticule semblable. Enfin, Masterman (37, 38, 39) — le hasard ayant voulu qu'il étudiât une Actinotroque dont l'estomac possède deux diverticules antéro-latéraux à structure vacuolisée — crut trouver dans ces diverticules les homologues de la corde dorsale, et fonda sur ce caractère le groupe des Diplochorda, pour les *Phoronis* seuls (37), puis pour les *Phoronis* réunis aux genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* (39). Masterman (39, 40, 42, 43, 48) est en effet arrivé à l'opinion que, chez *Cephalodiscus,* ce n'est pas le diverticule impair et médian que Harmer (19) a comparé à la notochorde des Entéropneustes qui est homologue à cet organe; il pense que *Cephalodiscus* possède aussi des « pleurochordes » paires, tout comme *Actinotrocha branchiata,* et il émet en outre l'opinion que, chez *Rhabdopleura,* le diverticule que Fowler (13, 14) a considéré comme notochorde n'est pas la notochorde et que « *Rhabdopleura* should, at one time in its life, have paired pleurochords, as in *Cephalodiscus* » (39, p. 364, en note). Masterman (39) est d'avis que le diverticule impair et dorsal du pharynx du *Cephalodiscus* et de *Rhabdopleura* est homologue à l'organe qu'il a décrit sous le nom de « sub-neural gland » chez *A. branchiata* (voir sous le n° 10, p. 123). Notons en passant que, nouvellement, Vaney et Conte (9) contestent jusqu'à l'existence du soi-disant diverticule notochordal de *Rhabdopleura.*

Nous avons déjà longuement fait la critique de l'idée que l'Actinotroque posséderait des rudiments de notochorde (p. 66). Rappelons que Roule (55), bien qu'il ait eu affaire à une espèce à diverticule stomacal unique et *ventral,* est le seul auteur qui se montre disposé à admettre que ce diverticule représente, comme le suggère Masterman, une notochorde ou corde *dorsale;* il suffit, en effet, à son avis, de retourner l'Actinotroque pour que son organisation devienne tout à fait comparable à celle d'un Vertébré. C'est une idée que je n'entreprendrai pas de discuter, préférant renvoyer à l'original (55, p. 235, et pl. 16). Elle ne doit pas nous étonner de la part d'un auteur disposé à admettre des affinités étroites entre les « Trochozoaires » et les Vertébrés.

Digitized by Google

Ikeda (23) n'a pas discuté l'homologie du diverticule stomacal de l'Actinotroque, estimant sans doute que la description qu'il donne de cet organe le dispensait de toute critique. Quant à Goodrich (17) et moi (56), nous avons combattu formellement l'idée de Masterman (39), et je maintiens sans réserves cette manière de voir. Signalons enfin, pour la curiosité du fait, que Menon (49), tout en se refusant de reconnaître une notochorde dans le diverticule stomacal de l'Actinotroque (unique et ventral dans les espèces qu'il a étudiées), admet l'existence, chez cette larve, du diverticule œsophagien désigné par Masterman (39) sous le nom de « glande sous-neurale », et c'est ce diverticule que Menon compare à la « notochorde » de *Rhabdopleura*.

Il n'est pas sans intérêt, d'ailleurs, de faire remarquer que Masterman lui-même s'est, à un moment donné, rendu compte de ce que la définition de la notochorde telle qu'elle est généralement admise était trop étroite pour permettre la comparaison de la notochorde des « vrais Chordés » avec les différents diverticules intestinaux des « Archichordés ». Et il propose d'élargir la définition, de façon à permettre à ces différents diverticules d'y rentrer : « It would be preferable to make a general definition of the notochordal feature, thus : — A skeletal structure formed by the vacuolisation of certain of the hypoblastic cells in definite areas determined by the special need in each group (in head, collar, or tail), which may (*Vertebrata*) or may not (*Hemichorda, Phoronis*) be separated completely from the gut wall, and may (higher *Vertebrata*, *Phoronis*) or may not (*Hemichorda*, *Cephalochorda*) be completely replaced in the adult by a mesoblastic chondroid skeleton » (37, p. 133). Je doute que cette définition, à laquelle on ne refusera pas de reconnaître une grande, très grande élasticité, trouve beaucoup d'adhérents. Mais, fût-elle admise, qu'il resterait encore à démontrer que les diverticules stomacaux de l'Actinotroque remplissent une fonction de soutien. Ni la structure de ces organes, ni leurs rapports avec les autres organes — il serait plus exact de dire leur manque de rapports — ne plaident en faveur de cette hypothèse. Je crois qu'il est inutile de nous arrêter plus longtemps à cette idée, et, prenant le contre-pied de Masterman, nous dirons qu'il n'y a pas de raison sérieuse pour voir

Digitized by Google

dans ces diverticules stomacaux de l'Actinotroque des rudiments de notochorde.

Rappelons enfin que Willey (63, p. 224) a fait remarquer que la notochorde des Chordés est un organe nettement définissable, et que l'on ne saurait appliquer ce nom, même à l'intestin du gland des Entéropneustes, pour lequel il propose celui de « stomochorde », laissant d'ailleurs ouverte la question de ses homologies avec la notochorde. Car c'est assurément une pétition de principe que de donner à un organe dont les homologies sont à déterminer le nom de l'organe auquel on voudrait le comparer. C'en est une aussi que d'élargir une définition « trop étroite », de façon à y faire rentrer un organe qu'elle se refusait à admettre.

9. Fentes branchiales. — Les Archichordés ont, d'après Masterman (39), une ou plusieurs paires de fentes branchiales; c'est-à-dire, en réalité, que ni *Phoronis* ni *Rhabdopleura* n'en ont, pas même une paire; que *Cephalodiscus* en possède une paire, et les Entéropneustes un grand nombre de paires. Masterman pense que l'on ne doit pas s'exagérer l'importance du manque de fentes branchiales chez *Phoronis*, car, dit-il, ces organes varient beaucoup quant au nombre et à la position chez les Chordés, et ils manquent même complètement chez une espèce, *Rhabdopleura* (37, p. 129). Ce raisonnement, qui n'emportera peut-être pas toutes les convictions, serait parfait... si la position de *Rhabdopleura* parmi les Chordés était indiscutablement établie. On nous permettra d'exprimer l'avis que ce n'est pas tout à fait le cas.

Masterman s'est d'ailleurs efforcé de trouver quand même des indications de fentes branchiales chez les *Phoronis*, et il a émis l'hypothèse que les « atrial grooves » de l'Actinotroque seraient tout au moins analogues à une paire de fentes branchiales : « At any rate tentatively, I would regard the atrial grooves of *Actinotrocha* as the early rudiments of pharyngeal clefts as found in *Cephalodiscus* » (39, p. 358). Cependant, ces « gouttières atriales », les auteurs subséquents ne les ont pas retrouvées, et Masterman lui-même a dû convenir qu'elles sont de nature plus physiologique qu'anatomique (46).

Digitized by Google

Nous avons vu que Willey (62, 63) est disposé à voir, dans les « pleurochordes » de l'Actinotroque, des rudiments de fentes branchiales, homologues à celles du Céphalodisque. C'est une idée que Masterman a, de son côté, envisagée : « On this hypothesis the notochordal diverticula of *Actinotrocha* might possibly be interpreted as a pair of pharyngeal clefts in process of formation » (39, p. 357).

Il est bon de remarquer que les diverticules pharyngiens que Masterman compare à des notochordes chez le *Cephalodiscus* sont intimement unis aux fentes branchiales : « From their structure and relationships to the pleurochords in the adult, they [the pharyngeal clefts] would seem to be simply the oral termination of the latter » (43, p. 525). Et : « the pharyngeal clefts are kept open by chordoid walls, and have the same relation to the pleurochords as has the anus to the alimentary canal » (44, p. 915). Suivent des considérations, très intéressantes, sur l'origine de la notochorde et des fentes branchiales, dans lesquelles nous ne pouvons pas entrer.

Je me contenterai de remarquer que Harmer (20) maintient l'homologie du diverticule pharyngien impair et dorsal du *Cephalodiscus* avec la « notochorde » des Entéropneustes, et il conclut : « it appears to me that the name Diplochorda, proposed.... for the reception of *Phoronis, Cephalodiscus,* and *Rhabdopleura,* is a misleading one, which should not be allowed a permanent place in Zoological literature » (p. 346).

C'est, je pense, une conclusion qui s'impose. Or, Masterman (42) voudrait maintenant élargir encore les Diplochorda pour y placer les Entéropneustes...

10. Glande sous-neurale. — Il s'agit ici d'un organe dont Masterman soutient l'existence chez l'Actinotroque; ce serait un diverticule de l'œsophage, dorsal, sous-jacent au ganglion central, que l'auteur croit pouvoir comparer à l'organe de même nom des Tuniciers, et peut-être à l'hypophyse des Vertébrés, (39, p. 300). Masterman a émis l'opinion que le diverticule œsophagien décrit comme notochorde par Harmer (19) chez le *Cephalodiscus* et par Fowler (14) chez *Rhabdopleura* sont en réalité homologues à la glande sous-neurale de l'Actinotroque. En ce qui concerne les Entéropneustes, Masterman (39) aperçut tout d'abord l'homologue de la glande sous-

Digitized by Google

neurale des Diplochorda dans leur vésicule péricardique (proboscis vesicle), une idée contre laquelle Harmer (20) s'éleva, et que Masterman (42) a ensuite abandonnée, pour chercher cet homologue dans l'appendice vermiforme de la notochorde de certains Entéropneustes (*Schizocardium*, *Glandiceps*, *Spengelia*). Willey (62) est arrivé à une idée analogue : « The *notochord* of the Pterobranchia represents the vermiform process of the stomochord of the Enteropneusta (Spengelidae) » (p. 237). A remarquer que Willey semble ici inclure les *Phoronis* dans les Pterobranchia, mais qu'il refuse d'adopter le nom de « sub-neural gland » proposé par Masterman (39) pour le diverticule œsophagien des Diplochorda. Par contre, ce dernier propose nouvellement d'appliquer ce nom de glande sous-neurale à l'intestin du gland des Entéropneustes tout entier, — et non plus seulement au processus vermiforme de celui-ci, — car Masterman en arrive maintenant à douter de l'homologie de ce diverticule pharyngien des Entéropneustes avec la notochorde des Vertébrés (48, p. 723). Mais ce changement d'avis s'explique par le désir dont cet auteur est actuellement animé de trouver une notochorde paire chez les Entéropneustes, ce qui permettrait enfin de placer ce groupe dans les Diplochorda eux-mêmes. Nous avons vu, en effet, que Masterman croit avoir découvert des pleurochordes paires chez une *Tornaria*. De là les doutes qui l'assaillent au sujet de la légitimité de la comparaison entre l'intestin du gland et la notochorde.

Ainsi donc, si nous avons établi qu'il n'y a pas de notochorde chez les *Phoronis*, la démonstration de l'existence d'un rudiment de cet organe chez les autres Archichorda — qu'il s'agisse d'Hemichorda ou de Diplochorda — est loin d'être établie. Ont-ils une demi-chorde; en ont-ils une; en ont-ils deux; ou, enfin, en ont-ils trois? C'est une question à laquelle la seule réponse exacte pourrait bien être : ils n'en ont pas du tout!

Cela étant, force nous est, relativement aux Archichorda autres que les *Phoronis*, de nous contenter de constater qu'il existe une grande ressemblance de rapports entre les organes désignés comme « notochorde » par Bateson (2) chez les Entéropneustes, par Harmer (19) chez *Cephalodiscus*, et par Fowler (14) chez *Rhabdopleura;* l'homologie de ces organes, chez les Entéropneustes d'une part, chez *Cephalodiscus* d'autre part, devant être

Digitized by Google

acceptée au moins provisoirement, sans préjudice d'ailleurs de l'interprétation qu'il convient de leur donner : notochorde, ou glande sous-neurale, ou toute autre chose. Quant à *Rhabdopleura*, l'existence même de son diverticule notochordal sous-neural vient d'être remise en question (9).

En ce qui concerne les *Phoronis*, enfin, depuis que Masterman (39) a, pour la première fois, décrit la glande sous-neurale chez l'*Actinotroque*, cet organe n'a été retrouvé que par Menon (49), qui le compare au diverticule œsophagien de *Rhabdopleura*, mais aperçoit en lui une notochorde. Par contre, ni Ikeda (23), ni Goodrich (17), ni nous-même n'avons pu nous convaincre de l'existence réelle de ce diverticule, et l'on doit considérer, avec Ikeda (23), le diverticule comme une production accidentelle, qui se forme quand le lobe préoral est relevé en arrière, comme il arrive toujours lors de la conservation des larves. Il n'y a, à la face dorsale de l'œsophage de l'Actinotroque, aucun diverticule glandulaire comparable aux formations qui existent en cet endroit chez les Entéropneustes, *Cephalodiscus* (et *Rhabdopleura?*). Ce diverticule étant incontestablement un caractère saillant des Entéropneustes et de *Cephalodiscus*, son manque chez *Phoronis* constitue une différence importante entre les deux premiers groupes et *Phoronis*.

11. Appareil sexuel. — Masterman lui-même ne trouve aux organes sexuels de ses différents Archichorda d'autre caractère commun que leur confinement aux métacèles. Après ce que nous avons vu des cavités du corps des *Phoronis*, même ce caractère, pourtant peu compromettant, ne peut leur être appliqué. Mais il y a en outre ce caractère important, fondamental et essentiel : c'est que, chez les *Phoronis*, les produits sexuels tombent dans la cavité générale du corps, qui doit donc être considérée comme gonocèle, pour être éliminés par les organes urinaires [cœlomoducts, Lankester (31), Goodrich (15)]; tandis que, chez les Entéropneustes, *Cephalodiscus*, et très probablement *Rhabdopleura*, les organes génitaux sont représentés par des gonades sans rapport avec la cavité générale, s'ouvrant à l'extérieur par des pores génitaux propres. Il est inutile d'insister sur la portée d'une différence aussi radicale.

Quant aux sexes, ils sont réunis chez les *Phoronis* et séparés chez les

Digitized by Google

Entéropneustes ainsi que chez *Cephalodiscus*, tandis que ce point n'est pas éclairci chez *Rhabdopleura*.

12. Pédoncule ventral. — D'après Masterman (39, p. 361), les Archichorda dériveraient d'un ancêtre très voisin de l'Actinotroque, ayant possédé un « ventral sucker », c'est-à-dire un organe adhésif, disons un pédoncule ventral. L'existence de ce pédoncule est très nette chez *Cephalodiscus*, et, le rapprochement de ce genre avec *Rhabdopleura* étant provisoirement admis, nous retrouvons aussi chez elle le pédoncule homologue à celui de *Cephalodiscus*. Quant aux Entéropneustes, Masterman aperçoit chez eux un homologue du pédoncule du *Cephalodiscus* dans une papille décrite par Bateson (2, p. 83, et fig. 1-4, pl. IV) chez les jeunes stades de *Bal. Kowalevskyi*, papille située à l'extrémité postérieure de la larve et servant effectivement d'organe adhésif. C'est une opinion pour la discussion de laquelle les éléments font défaut.

Nous en arrivons aux *Phoronis*. Caldwell (7) a été le premier à suggérer que l'on doit considérer tout le tronc de l'animal adulte comme appartenant à la face ventrale, représentant un pédoncule très développé; la ligne médio-dorsale serait réduite à la petite distance séparant la bouche de l'anus, et occupée par le ganglion central. Cette opinion trouve un appui dans ce fait, que le métasome se développe réellement à la façon d'un pédoncule ventral, dont l'invagination provisoire à l'intérieur du corps larvaire doit sans doute être considérée comme secondaire. Cette hypothèse est diamétralement opposée à celle de Wilson (65), qui a été résumée ci-dessus (p. 112). Il est manifeste qu'elles s'excluent l'une l'autre : si le corps de la *Phoronis* n'est autre chose qu'un pédoncule ventral très fortement développé, dans lequel aurait secondairement pénétré le tube digestif, il est clair que ce même tronc ne représente pas en même temps un tronc anciennement antéro-postérieur, courbé en U et secondairement soudé. Or, nous avons vu, à propos du système nerveux, que Masterman adoptait l'hypothèse de Wilson (65), la courbure, suivie de soudure, permettant, à son avis, de ramener le nerf latéral à un cordon médio-dorsal. Dans ces conditions, on peut s'étonner de voir le même auteur adopter l'hypothèse

Digitized by Google

inconciliable d'après laquelle le tronc de la *Phoronis* ne serait rien de plus qu'un pédoncule. A vrai dire, quoiqu'il ne soit pas explicite, Masterman paraît distinguer dans le tronc de la *Phoronis* adulte un « métamère » et un « ventral sucker » (p. 364). Dans ce cas, ce serait sans doute l'extrémité inférieure du corps qui représenterait le pédoncule, et le reste du corps constituerait le « métamère ». C'est une hypothèse à laquelle nous ne nous arrêterons pas : si le tronc des *Phoronis* représente un pédoncule, et c'est l'opinion qui a mes préférences, il est évident que c'est le tronc tout entier qui dérive de cet organe, et non pas seulement sa partie inférieure.

Mais, faut-il le dire, de ce que je suis disposé à admettre que le tronc des *Phoronis* représente un pédoncule ventral, de ce qu'il est de fait qu'un pédoncule existe chez *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, enfin, de ce que nous n'oserions pas soutenir qu'il n'existe pas un pédoncule rudimentaire chez la larve de *Bal. Kowalevskyi*, il ne s'ensuit nullement que nous soyons prêts à reconnaître des affinités entre les différents constituants des Archichorda. Les conclusions auxquelles nous sommes arrivés à propos de la discussion de tous les autres caractères, beaucoup plus importants que celui du pédoncule (Masterman lui-même met celui-ci en dernière ligne), s'opposent absolument à ce que nous exagérions la valeur de l'existence d'un organe trop manifestement adaptatif. Rien n'indique que ce soit avec le pédoncule des *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* que nous devons comparer le corps — peut-être homologue à un pédoncule — des *Phoronis*, plutôt qu'au pédoncule de certains Brachiopodes, tels que *Lingula* par exemple, les *Phoronis* possédant d'importants traits de structure en commun avec les Brachiopodes, comme l'ont montré notamment Caldwell (7) et Blochmann (6).

En résumé, nous nous refusons à admettre que l'argument tiré de l'existence d'un pédoncule puisse contribuer à la justification du bien fondé de la création d'un groupe d'Archichorda.

Digitized by Google

CONCLUSION

Les *Phoronis* ne répondent pas à la définition générale des Archichorda (p. 108). En effet, nous les avons vus se dérober successivement à tous les caractères qui leur étaient imposés. Ils répondent négativement aux conditions 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10 et 11. Ils ne présentent pas de segmentation archimérique; leurs cavités du corps ne sont pas dérivées de quatre sacs cœlomiques; le système vasculaire n'est pas sous-neural; ils n'ont ni notochordes, ni fentes branchiales, ni glande sous-neurale, et leur système nerveux lui-même ne répond qu'à la condition d'être épidermique, trop répandue dans d'autres groupes pour indiquer une affinité.

Les *Phoronis* ne sont ni des Diplochorda ni des Archichorda. Ils n'ont d'affinités étroites ni avec *Cephalodiscus* ni avec les Entéropneustes; leur comparaison avec ces animaux ne nous a montré partout que des différences radicales. Quant à *Rhabdopleura,* dont l'anatomie est mal connue, rien n'indique qu'elle se rapproche davantage des *Phoronis.*

D'autre part, les dernières recherches de Masterman (48) n'ont fait que confirmer les ressemblances établies par Harmer (19) entre *Cephalodiscus* et *Balanoglossus,* c'est-à-dire que nous ne saurions nous refuser à admettre une certaine parenté entre ces genres. *Rhabdopleura* devant pourtant rester associée à *Cephalodiscus,* nous nous inclinerons, non sans réserves, devant un groupement réunissant les Entéropneustes avec les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura,* et s'il est nécessaire que le nom attribué à ce groupe rappelle l'existence de l'organe comparé à une notochorde, c'est assurément

Digitized by Google

au nom proposé par Parker et Haswell (53) que nous nous rallierons : « Adelochordata » ou Chordés obscurs, c'est le mot propre.

Ainsi donc, nous repoussons l'idée d'une parenté entre les *Phoronis*, d'une part, et les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, associés aux Entéropneustes, d'autre part; c'est-à-dire que, sans qu'il soit possible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'exclure la possibilité d'une parenté très éloignée, nous nous refusons à admettre que les traits d'organisation que ces animaux peuvent présenter en commun soient suffisants pour justifier leur réunion en un seul groupe. La conclusion formelle à laquelle nous arrivons, c'est que les *Phoronis*, en tout cas, doivent être retirés du groupe des « Archichorda ».

Où faut-il alors placer les Phoronis?

Dès l'origine, les discussions au sujet de la position systématique des *Phoronis* portèrent surtout sur le point de savoir s'il convenait de placer ce genre *Phoronis* parmi les Géphyriens ou bien parmi les Bryozoaires. La dernière opinion est celle qui a réuni le plus d'adhérents. D'autres auteurs, à la suite de Caldwell (7), comparèrent les *Phoronis* aux Brachiopodes.

Or, on sait que les Brachiopodes et les Bryozoaires ont été réunis en un groupe, auquel le nom peu heureux de « Molluscoïdes » a été donné. Hatschek (22) a élargi ce groupe pour y placer, en outre, les *Phoronis*, et il a remplacé le nom par celui de « Tentaculata », comprenant les *Phoronis*, les Bryozoaires ectoproctes et les Brachiopodes. Korschelt et Heider, dans leur traité, entendent les Molluscoïdes dans le même sens que Hatschek et ont rassemblé de nombreux arguments en faveur de ce groupement. Parker et Haswell (53) l'ont également adopté. Enfin, Lang (28) groupe, sous le nom de « Prosopygiens », les animaux formant les Molluscoïdes des auteurs qui précèdent, en y ajoutant les Géphyriens inermes. Il est incontestable que les *Phoronis* présentent, dans leur anatomie, de grandes ressemblances

Digitized by Google

avec les trois autres subdivisions des Prosopygiens, les Bryozoaires, Brachiopodes et Sipunculacés, mais l'état imparfait de nos connaissances relativement à leur développement ne nous permet pas de décider avec laquelle de ces subdivisions leurs relations sont les plus étroites. Je pense que l'avenir nous apprendra que c'est avec les Brachiopodes ou les Bryozoaires, et non pas avec les Géphyriens inermes.

Digitized by Google

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Bateson, W., *The early stages in the development of* Balanoglossus. (Quart. Journ. of Micr. Sc., N. S., 1884, vol. XXIV.)

2. Idem, *The later stages in the development of* Balanoglossus Kowalevskyi, *with a suggestion as to the affinities of the Enteropneusta.* (Ibid., 1885, vol. XXV, suppl.)

3. Idem, *Continued account of the later stages in the development of* Bal. Kowalevskyi, *and of the Morphology of the Enteropneusta.* (Ibid., 1886, vol. XXVI.)

4. Idem, *The Ancestry of the Chordata.* (Ibid.)

5. Benham, W.-B., *The Anatomy of* Phoronis australis. (Ibid., 1888, vol. XXX.)

6. Blochmann, F., *Ueber die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden.* (Arch. d. Vereins d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenburg, 1892, Bd XLVI.)

7. Caldwell, W.-H., *Preliminary note on the structure, development and affinities of* Phoronis. (Proc. Roy. Soc., 1882, n° 222.)

8. Idem, *Blastopore, mesoderm and metameric segmentation.* (Quart. Journ. of Micr. Sc., N. S., 1885, vol. XXV.)

9. Conte, A., et Vaney, C., *Contributions à l'étude anatomique de* Rhabdopleura Normani *Allm.* (C. R. hebd. Acad. d. Sc., 7 juillet 1902, t. CXXXV.)

10. Cori, C.-J., *Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung* Phoronis. (Zeitschr. f. w. Zool., 1890, Bd LI.)

11. Delage, Y., et Hérouard, E., *Traité de Zoologie concrète.* T. V, *Vermidiens.* Paris, 1897.

12. Idem. *Ibid.* T. VIII, *Procordés.* Paris, 1898.

13. Fowler, G.-H., *Note on the structure of* Rhabdopleura. (Proc. Roy. Soc., 1892, vol. LII.)

14. Idem, *The Morphology of* Rhabdopleura Normani *Allm.* (Festschrift R. Leuckarts. Leipzig, 1892.)

Digitized by Google

15. Goodrich, E.-S., *On the coelom, genital ducts, and nephridia.* (Quart. Journ. of Micr. Sc., N. S., 1895, vol. XXXVII.)

16. Idem, *On the excretory organs of* Amphioxus. (Ibid., 1902, vol. XLV.)

17. Idem, *On the body-cavities and nephridia of the* Actinotrocha-Larva. (Ibid., 1903, vol. XLVII.)

18. Haller, B., *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.* Iena, 1902, Lief. 1.

19. Harmer, S.-F., *Appendix (to the Report on* Cephalodiscus). (Chall. Rep., 1887, part LVII.)

20. Idem, *On the notochord of* Cephalodiscus. (Zool. Anz., 1897, N° 541, Bd XX.)

21. Hatschek, B., *Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo.* (Arb. Zool. Institut Wien, 1881, Bd III.)

22. Idem, *Lehrbuch der Zoologie.* Iena, 1888-1891, Lief. 1-3.

23. Ikeda, I., *Observations on the development, structure and metamorphosis of* Actinotrocha. (Journ. Sc. Coll. Imp. Univ. Tokyo, 1901, vol. XIII.)

24. Kölliker, A., *Kurzer Bericht über einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen.* (Würzburger Naturwissensch. Zeitschr., 1864, Bd V.)

25. Kowalevsky, A., *Anatomie et histoire du développement des* Phoronis. 1867.

26. Lang, A., *Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere, etc.* Iena, 1888.

27. Idem, *Zum Verständniss der Organisation von* Cephalodiscus dodecalophus *Mc Int.* (Ienaische Zeitschr. f. Naturw., Bd XXV.)

28. Idem, *Traité d'Anatomie comparée et de Zoologie.* Traduction Curtel.

29. Idem, *Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Centralteile des Blutgefässsystems der Tiere.* (Vierteljahrschrift d. Naturf. Gesellsch. in Zurich, 1902, Bd XLVII.)

30. Lankester, E. Ray, Polyzoa. (Encyclopaedia Britannica, 1885, part LXXIII.)

31. Idem, *A Treatise on Zoology.* London, 1900, part II, chap. II.

32. Mc Bride, E.-W., *The early development of* Amphioxus. (Quart. Journ. of Micr. Sc., N. S., 1898, vol. XL.)

33. Mc Intosh, W.-C., *Note on a* Phoronis *dredged in H. M. S. Challenger.* (Proc. of the Roy. Soc. of Edimb., 1881, vol. XI, p. 211.)

34. Idem, *Preliminary Notice of* Cephalodiscus, *a new type allied to Prof. Allman's* Rhabdopleura, *dredged in H. M. S. Challenger.* (The Ann. and Mag. of. Nat. Hist., 1882, vol. X, fifth series, n° 59.)

Digitized by Google

35. Mc Intosh, W.-C., *Report on* Cephalodiscus dodecalophus, *Mc Intosh, a new type of the* Polyzoa, *etc.* (Challenger Report, 1887, part. LXII.)

36. Masterman, A.-T., *Preliminary note on the structure and affinities of* Phoronis. (Proc. Roy. Soc. Edimb., 1896, vol. XXI, p. 59.)

37. Idem, *On the structure of* Actinotrocha *considered in relation to the suggested chordate affinities of* Phoronis. (Ibid., p. 129.)

38. Idem, *Preliminary note on the Anatomy of* Actinotrocha *and its bearing upon the suggested chordate affinities of* Phoronis. (Zool. Anz., 1896, Nr 505.)

39. Idem, *On the Diplochorda.* — 1. *The structure of* Actinotrocha. — 2. *The structure of* Cephalodiscus. (Quart. Journ. of M. Sc., N. S., 1897, vol. XL.)

40. Idem, *On the Notochord of* Cephalodiscus. (Zool. Anz., 1897, Nr 545.)

41. Idem, *On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the Coelomata.* (Proc. R. S. Edimb., 1898, vol. XXII.)

42. Idem, *On the Notochord of* Cephalodiscus. (Zool. Anz., 1899, Nrs 595-596.)

43. Idem, *On the further Anatomy and budding processes of* Cephalodiscus dodecalophus. (Trans. Roy. Soc. Edimb., 1898, vol. XXXIX, no 3.)

44. Idem, *On the origin of the vertebrate notochord and pharyngeal clefts.* (Rep. 68. Meet. Brit. Ass. Adv. Science, 1899, p. 914.)

45. Idem, *On the Diplochorda.* — 3. *The early development and Anatomy of* Phoronis Buskii (*Mc Intosh*). (Quart. Journ. of M. Sc., N. S., 1900, vol. XLIII.)

46. Idem, *Professor Roule upon the* Phoronidea. (Zool. Anz., 1901, Nr 642.)

47. Idem, *Riview of Mr Ikeda's Observations, etc.* (Quart. Journ. M. Sc., N. S., 1902, vol. XLV.)

48. Idem, *On the Diplochorda.* — 4. *On the central complex of* Cephalodiscus dodecalophus *Mc Intosh.* (Quart. Journ. of M. Sc., 1903, vol. XLVI.)

49. Menon, K.-R., *Notes on* Actinotrocha. (Quart. Journ. of M. Sc., 1902, vol. XLV.)

50. Metschnikoff, E., *Ueber die Metamorphose einiger Seethiere* (Cyphonautes, Mitraria, Actinotrocha). (Nachr. v. d. Kgl. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen. 1869.)

51. Idem, *Ueber die Metamorphose einiger Seethiere. III. Ueber* Actinotrocha. (Zeitschr. f. w. Zool., 1871, Bd XXI.)

52. Idem, *Vergleichend embryologische Studien. 3. Ueber die Gastrula einiger Metazoen.* (Ibid., 1882, Bd XXXVII.)

53. Parker, T.-J., et Haswell, W.-A., *A Text-Book of Zoology.* London, 1897, vol. II.

54. Poche, Fr., *Ueber den richtigen Namen der Gattung* Phoronis *Str. Wright.* (Zool. Anz., 1903, Nr 700.)

Digitized by Google

55. Roule, L , *Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens.* (Ann. des Sc. Nat., Zoologie, 1900, t. XXI, 8e sér.)

56. Selys Longchamps, M. (de), *Recherches sur le développement des* Phoronis. (Arch. de Biologie. 1902, t. XVIII.)

57. Schneider, Anton, *Ueber die Metamorphose der* Actinotrocha branchiata. (Arch. f. Anat., Physiol., etc., 1862.)

58. Schultz, E., *Ueber Mesodermbildung bei* Phoronis. (Trav. Soc. Nat. Saint-Pétersbourg, 1897, t. XXVIII.)

59. Spengel, J.-W., *Monographie der Enteropneusten.* (Fauna-Flora v. Neapel, 1893.)

60. Torrey, H.-B., *On* Phoronis pacifica, *n. sp.* (Biol. Bull., 1901, vol. II.)

61. Willey, A., Amphioxus *and the Ancestry of the Vertebrates.* London, 1894.

62. Idem, *Remarks on some recent work on the Protochorda, with a condensed account of some fresh observations on the Enteropneusta.* (Quart. Journ. of Micr. Sc., 1899 (May), vol. XLII.)

63. Idem, *Enteropneusta from the South Pacific, with notes on the West-Indian species.* (Zool. Results, based on material collected by A. Willey. Cambridge, 1899 (May), part. III.)

64. Idem, *Contribution to the Natural History of the* Pearly Nautilus. (Ibid., 1902, part. VI.)

65. Wilson, E.-B., *The origin and the significance of the metamorphosis of* Actinotrocha. (Quart. Journ. of M. Sc., 1881, vol. XXI.)

Digitized by Google

EXPLICATION DES PLANCHES

Liste des abréviations.

An.	anus.
C. ur.	canal urinaire.
Cav. coll.	cavité collaire.
Cav. loph.	id. lophophorale.
Cav. tr.	id. du tronc.
Diaphr.	diaphragme.
Div.	diverticule stomacal.
Ép.	épiderme.
Est.	estomac.
F. m.	fibres musculaires.
G.	ganglion nerveux central.
Gl. bl.	globules blancs.
Gl. r.	globules rouges.
Int.	intestin.
Inv.	invagination ectodermique.
M.	métasome.
Més.	mésentère ventral.
Mu. circ.	muscles circulaires.
Mu. long.	id. longitudinaux.
Mu. rétr.	id. rétracteurs collaires.
N. circ.	nerf circulaire.
N. lat.	nerf latéral.
OEs.	œsophage.
Or. ur.	orifice urinaire.
Org. ap.	organe apical.
Org. loph.	id. lophophoral.
Pi.	pigment.
Préest.	préestomac.
S.	septum tronco-collaire.
Sin. périan.	sinus périanal.
Sin. péristom.	id. péristomacal.
Sol.	solénocytes.
Som.	somatopleure.
Spl.	splanchnopleure.
T. a.	tentacule de l'adulte.
T. l.	id. larvaire.
T. ext.	id. externe.
T. int.	id. interne.
Vaiss. méd.	vaisseau médio-dorsal.
Vaiss. lat.	id. latéral.
Vaiss. tent.	id. tentaculaire.

REMARQUE. — Toutes les figures ont été dessinées à l'aide de la chambre claire, puis réduites de moitié.

Digitized by Google

PLANCHE I.

FIGURES 1 A 29. — **Actinotrocha branchiata** (*Phoronis Mülleri*).

FIGURES 1 A 13. — *Stades du développement embryonnaire.*

Grossissement.

× 500 FIG. 1. — Coupe dans une blastula. Remarquable par la grande étendue du blastocèle.

Id. FIG. 2 A 4. — Trois coupes transversales dans une gastrula. Ces coupes sont suivies d'arrière en avant : la première intéresse l'invagination, très peu prononcée encore ; la seconde passe immédiatement en avant du blastopore et renferme sa paroi antérieure ; la troisième traverse l'extrémité antérieure, ébauche du lobe préoral. Il y a déjà des cellules mésoblastiques dans le blastocèle.

Id. FIG. 5. — Coupe sagittale médiane dans une gastrula un peu plus avancée. La différenciation des extrémités est déjà très nette.

Id. FIG. 6. — Coupe transversale dans une larve beaucoup plus avancée, pour montrer combien le nombre des cellules mésoblastiques, pour la plupart appliquées contre l'ectoderme, est encore petit à ce moment.

Id. FIG. 7 A 10. — Quatre coupes transversales, se suivant d'avant en arrière, dans une larve plus avancée encore. Maintenant encore, le mésoblaste est représenté par des cellules irrégulièrement disséminées dans le blastocèle.

Id. FIG. 11 A 13. — Trois coupes frontales, se suivant dorso-ventralement, dans une larve du même âge que la précédente. Sur la première, l'estomac et l'intestin terminal sont coupés suivant toute leur longueur ; sur la seconde se voit l'orifice urinaire droit, tandis que, sur la dernière, se trouvent les cellules excrétrices du même organe (solénocytes). Deux coupes sont passées entre les figures 11 et 12, tandis que les figures 12 et 13 représentent des coupes immédiatement voisines.

FIGURES 14 A 29. — *Stades du développement postembryonnaire.*

× 75 FIG. 14. — Coupe sagittale médiane dans une larve de *Ph. Mülleri* (*A. branchiata*), obtenue par élevage et âgée de 6 jours. Elle est donnée une seconde fois, à un plus fort grossissement, sur la figure 22.

Id. FIG. 15. — Coupe sagittale médiane dans un jeune stade pélagique de *A. branchiata*. La même larve est rendue, plus fortement grossie, sur la figure 23.

Digitized by Google

Grossissement.

× 75 FIG. 16. — Coupe sagittale médiane dans un stade plus avancé. La papille anale a pris un grand développement. On voit déjà l'ébauche métasomique (*M.*) et la partie ventrale du septum tronco-collaire (voir fig. 24, 28 et 29).

Id. FIG. 17. — Coupe frontale dans une larve du même âge que la précédente, faite suivant la ligne A-B de celle-ci. La coupe est tangente à la paroi inférieure de l'estomac. Pour les détails, voir figures 38 et 39.

Id. FIG. 18. — Coupe sagittale médiane dans une larve ayant presque atteint le terme de sa croissance, mais dont la métamorphose est encore éloignée.

Id. FIG. 19. — Coupe sagittale, non tout à fait médiane et un peu oblique, dans une larve complètement développée.

× 100 FIG. 20. — Coupe sagittale empruntée à la même série que la précédente, mais tout à fait latérale, tangente à la paroi du corps et coupant transversalement les tentacules des deux séries (larvaires et adultes). Cette figure montre très clairement comment la cavité blastocélienne collaire, renfermant les globules rouges (*gl. r.*), est en continuité avec la cavité des vaisseaux sanguins des tentacules définitifs.

× 75 FIG. 21. — Portion d'une coupe frontale, tangente à la paroi inférieure de l'estomac, dans une larve très avancée.

REMARQUE. — Le rapprochement des figures 14 et 19, dessinées au même grossissement (× 75), permet d'apprécier combien est considérable l'accroissement subi par cette espèce pendant sa vie pélagique. (A comparer avec les figures 92 et 96, planche V, se rapportant à *A. Sabatieri*, et montrant que l'accroissement est beaucoup moindre chez cette espèce.)

× 200 FIG. 22. — Coupe sagittale médiane dans une jeune larve de *Ph. Mülleri* (*A. branchiata*), âgée de 6 jours. A remarquer la disposition du mésoblaste, toujours représenté par un très petit nombre de cellules, et le manque de papille anale.

Id. FIG. 23. — Coupe sagittale médiane d'une jeune *A. branchiata*. La papille anale a fait son apparition.

Id. FIG. 24. — Papille anale ou région du tronc d'une larve plus avancée, en coupe sagittale médiane (voir l'ensemble sur la fig. 16). On reconnaît déjà la portion ventrale du septum (*S.*) et la première ébauche du métasome (*M.*). Cette région est rendue avec plus de détails sur la figure 28.

Id. FIG. 25. — La même chose chez une larve plus avancée.

× 500 FIG. 26. — Coupe oblique dans la région postérieure d'une très jeune *A. branchiata*. On reconnaît l'un des organes urinaires (*C. ur.*), débouchant immédiatement en dessous de l'anus.

Digitized by Google

Grossissement.

× 500 Fig. 27. — Coupe à peu près sagittale médiane dans la région postérieure d'une larve plus avancée (comme celle de la fig. 23). La papille anale s'est développée, et les organes urinaires, de terminaux, sont devenus ventraux.

Id. Fig. 28. — Portion de la figure 24, reproduite à un plus fort grossissement.

Id. Fig. 29. — Portion d'une autre coupe de la même série, non plus médiane, mais très latérale. La comparaison des figures 28 et 29 nous montre que les organes urinaires débouchent de part et d'autre de l'ébauche métasomique. Nous pouvons reconnaître aussi que les canaux excréteurs (*C. ur.*) sont situés rétropéritonéalement, de même que les cellules excrétrices (*Sol.*), qui flottent dans la cavité collaire, ou cavité préseptale, cavité blastocélienne en continuité avec les espaces rétropéritonéaux.

PLANCHE II.

Figures 30 a 54. — **Actinotrocha branchiata.**

× 200 Fig. 30 et 31. — Deux coupes transversales dans une jeune larve, ayant 6-8 tentacules. La première figure s'applique à une coupe postérieure par rapport à la seconde. A remarquer, à la face dorsale de l'intestin, une cavité qui, sur la figure 30, est délimitée de toutes parts par une couche mésodermique. C'est la cavité du tronc, encore en communication ouverte avec la cavité collaire.

Id. Fig. 32 et 33. — Deux coupes transversales dans une autre larve du même stade et permettant de vérifier la même disposition.

Id. Fig. 34 et 35. — Deux coupes transversales dans une troisième larve, à peine plus avancée, montrant que les rapports de la cavité du tronc et de la cavité collaire sont toujours les mêmes.

Id. Fig. 36. — Coupe transversale dans une larve beaucoup plus avancée, d'un stade voisin de celui auquel se rapportent les figures 16, 24 et 25, c'est-à-dire qu'il s'agit d'une larve chez laquelle le tronc a déjà pris un certain développement et chez laquelle l'ébauche métasomique existe déjà sous forme de plaque ectodermique épaissie, mais non invaginée. La coupe ici représentée passe immédiatement en avant de la plaque métasomique. A remarquer surtout la disposition du mésoderme, constituant une splanchnopleure incomplète.

Id. Fig. 37. — Stade beaucoup plus avancé encore. Coupe transversale au niveau de l'orifice métasomique, le métasome étant maintenant invaginé. Nous sommes ici en arrière du septum tronco-collaire, dont la portion ventrale existe d'ailleurs seule. On reconnaît le mésentère ventral. L'enveloppement du tube digestif par la splanchnopleure ne s'est toujours pas complété du côté dorsal.

Digitized by Google

Grossissement.

× 200 Fig. 38. — Portion d'une coupe frontale (voisine de celle dont l'ensemble se voit sur la fig. 17). La coupe passe par l'ébauche métasomique et effleure seulement la paroi ventrale de l'estomac.

× 500 Fig. 39. — Détails de la figure précédente, montrant l'ébauche métasomique et la disposition que réalise le mésoderme à ce niveau : il donne absolument l'illusion de l'existence de deux saccules cœlomiques. La partie libre de leur paroi, qui les sépare de la cavité collaire, représente la portion ventrale du septum tronco-collaire (cf. fig. 16 et 17).

× 200 Fig. 40. — Autre coupe de la même larve, mais passant par l'estomac, qui est coupé suivant sa longueur (l'incurvation vers le dos de la papille anale, ou tronc, fait que l'on ne peut couper celle-ci suivant sa longueur en même temps que la portion antérieure de la larve). Cette coupe, dorsale par rapport à la figure 38, nous montre qu'à ce niveau les cavités des pseudo-saccules cœlomiques de la figure 38 sont en communication ouverte avec la cavité collaire, les feuillets splanchnique et somatique s'arrêtant par des bords libres.

Id. Fig. 41 et 42. — Deux coupes transversales, suivies d'arrière en avant, dans une larve très avancée, chez laquelle la séparation des cavités collaire et du tronc n'est pourtant pas encore complète.

× 500 Fig. 43 et 44. — Détails de deux autres coupes transversales empruntées à une autre larve, la figure 43 étant postérieure par rapport à la figure 44. Sur la figure 43, le septum existe encore avec des noyaux, tandis que sur la figure 44, nous trouvons son bord libre, sous la forme d'une membrane extrêmement mince, qui ne se continue pas plus loin en avant.

× 100 Fig. 45 a 50. — Coupes transversales, suivies d'avant en arrière, dans une larve complètement développée.

Id. Fig. 45. — Coupe dans le lobe préoral, au niveau du ganglion nerveux.

Id. Fig. 46. — Coupe au niveau des diverticules vacuolisés de l'estomac. Remarquer la communication ouverte entre la cavité préorale, renfermant une petite quantité de mésenchyme, et la cavité collaire.

Id. Fig. 47. — Coupe dans la région collaire, là où les vaisseaux sont le mieux développés. Le vaisseau latéral est à droite parce que les coupes sont faites d'avant en arrière (détails des vaisseaux sur la fig. 71).

Id. Fig. 48. — Coupe passant à une certaine distance en arrière de la précédente.

Id. Fig. 49. — Coupe au niveau des masses globulaires et des organes urinaires, libres les uns et les autres dans la cavité collaire.

Digitized by Google

Grossissement.

× 100 Fig. 50. — Coupe au niveau de l'orifice métasomique. La cavité collaire se trouve réduite à un petit espace à la face ventrale de l'estomac, délimité par le dernier reste du septum tronco-collaire, qui, plus en arrière encore, se continue dans le mésentère sous-intestinal.

Id. Fig. 51. Coupe oblique, à peu près parallèle au cercle tentaculaire, passant en arrière de celui-ci, très démonstrative pour les rapports des cavités collaire et du tronc. On voit que l'estomac est baigné par une vaste cavité lacunaire, qui l'entoure de toutes parts, sauf du côté dorsal, où la splanchnopleure, s'appliquant sur lui, a réduit cet espace à une fente virtuelle.

× 500 Fig. 52. — Portion de la paroi d'un diverticule vacuolisé de l'estomac. Coloration à l'hématoxyline ferrique. Les cils ne sont pas visibles.

Id. Fig. 53. — Détails d'un tentacule définitif, dans ses rapports avec la cavité cœlomique lophophorale. Pris dans une coupe voisine de la figure 47.

Id. Fig. 54. — Terminaison interne, dans la cavité collaire, immédiatement en avant du septum, d'un organe urinaire. On voit le canal excréteur, sur l'extrémité duquel sont groupés les solénocytes. Les détails intimes de structure n'ont pu être analysés. C'est ainsi que les cils n'ont pas pu être mis en évidence, bien que leur existence ne fasse aucun doute.

PLANCHE III.

Figures 55 a 76. — **Actinotrocha branchiata**.

× 100 Fig. 55. — Portion antérieure d'une coupe sagittale médiane dans une larve complètement développée. Cette figure est destinée à suppléer à la figure 19 (pl. I), qui n'est pas tout à fait médiane. La figure 55 nous montre le ganglion, rattaché par une membrane à la face dorsale de l'œsophage (cette membrane donne l'illusion d'une séparation complète de la cavité préorale et de la cavité collaire; en réalité, la membrane est confinée à la région médiane, s'arrêtant par des bords libres vers les côtés; là, la communication entre la cavité collaire et la cavité préorale est complète). En avant du ganglion se voit l'organe apical.

Id. Fig. 56. — Coupe sagittale latérale dans une larve avancée. La coupe renferme l'un des rétracteurs longitudinaux de la cavité collaire.

× 500 Fig. 57. — Détails de structure du muscle rétracteur collaire.

Id. Fig. 58. — Coupe transversale dans le ganglion invaginé à la suite d'une rétraction qui se produit quand le lobe préoral est relevé. Remarquer les fibres musculaires longitudinales qui courent des deux côtés du ganglion, et qui sont un prolongement de la couche musculaire de la paroi du tronc (cf. fig. 76).

Digitized by Google

Grossissement.

× 500 FIG. 59. — Coupe dans le bord latéral du lobe préoral. Des fibres musculaires circulaires courent suivant ce bord. Les fibres musculaires manquent tout à fait dans l'intérieur de la cavité. Celle-ci renferme des globules blancs.

Id. FIG. 60. — Coupe sagittale médiane dans l'organe apical. Dans la profondeur, celui-ci est uniquement composé de substance fibrillaire. On n'y trouve pas de cellules ganglionnaires. Les noyaux de la surface sont de deux espèces.

Id. FIG. 61. — Coupe sagittale, non tout à fait médiane, dans le ganglion.

Id. FIG. 62. — Portion, comprise dans une coupe, de la paroi du tronc, montrant les deux systèmes de fibres musculaires : externes et circulaires, internes et longitudinales.

× 200 FIG. 63. — Coupe frontale dans l'extrémité postérieure d'une larve, montrant le sinus périanal, dont la paroi est formée par la splanchnopleure soulevée.

Id. FIG. 64. — Coupe sagittale dans l'extrémité postérieure, renfermant une portion du mésentère ventral et un petit trabécule mésentérique dorsal.

× 500 FIG. 65. — Détails de structure du sinus périanal et du cercle ciliaire postérieur. Plusieurs globules blancs se trouvent dans le sinus; on en voit un autre qui se trouve dans la cavité du tronc (en haut sur la figure).

Id. FIG. 66. — Globules sanguins : *a*, globules blancs; *b*, globules rouges. Figures empruntées à des coupes d'une même larve, traitées simultanément et de la même manière (hémalun-éosine).

Id. FIG. 67. — Portion de la paroi de la région collaire, montrant un seul système de fibres, transversales.

Id. FIG. 68. — Portion du septum tronco-collaire, en vue superficielle. Noyaux très irréguliers et pauvres en chromatine.

Id. FIG. 69 A 76. — Développement des vaisseaux sanguins.

Id. FIG. 69. — Coupe transversale de la paroi dorsale de l'estomac, montrant la première ébauche du vaisseau médian.

Id. FIG. 70. — Autre coupe, plus antérieure, montrant le vaisseau médian plus développé, et le vaisseau latéral gauche (à droite sur la figure).

Id. FIG. 71. — Coupe transversale de la paroi dorsale de l'estomac, chez une larve complètement développée, montrant les deux vaisseaux longitudinaux, l'un et l'autre à la face dorsale de l'estomac (cf. fig. 47).

Id. FIG. 72 A 75. — Portions de coupes transversales dans un individu nouvellement métamorphosé (*A. branchiata* = *Ph. Mülleri*).

Digitized by Google

Grossissement.

× 500 Fig. 72. — Coupe du préestomac, montrant les deux vaisseaux longitudinaux à sa face dorsale (cf. fig. 87), correspondant aux vaisseaux préformés chez l'Actinotroque, tels que les montre la figure 71.

Id. Fig. 73. — Coupe de l'œsophage, montrant celui-ci entouré par la cavité collaire, contenant les globules rouges et les solénocytes (cf. fig. 84).

Id. Fig. 74. — Coupe au niveau de l'estomac; le vaisseau latéral s'est déjà perdu, à ce niveau, dans le sinus péristomacal. Le vaisseau médian est encore distinct.

Id. Fig. 75. — Coupe passant plus bas encore. Le vaisseau médian lui-même s'est perdu dans le sinus péristomacal, dont la figure nous montre une partie dilatée.

Id. Fig. 76. — Portion d'une coupe sagittale médiane, empruntée à la même larve que la figure 18. La figure 76 montre la cavité du vaisseau médian, encore peu développé, en communication ouverte avec la cavité collaire. Remarquer la disposition des fibres musculaires longitudinales dans la paroi dorsale du corps. La figure 76 est retournée par rapport à la figure 55.

PLANCHE IV.

Figures 77 a 91. — **Métamorphose.**

Figures 77 a 87, *A. branchiata*; Figures 88 a 91, *A. Sabatieri.*

× 50 Fig. 77. — Coupe sagittale médiane dans une larve dont le métasome est à moitié évaginé.

× 75 Fig. 78. — Coupe frontale dans un Ver nouvellement métamorphosé. La branche descendante du tube digestif a été coupée suivant toute sa longueur. On reconnaît l'œsophage, le préestomac et l'estomac; à la limite entre ces deux parties se voient les diverticules vacuolisés de l'estomac de l'Actinotroque. Le tube digestif est rempli des débris des portions du corps de la larve qui ont été avalées pendant la métamorphose.

× 200 Fig. 79. — Portion d'une autre coupe frontale de la même série que la précédente. Montre le canal urinaire de l'une des néphridies, possédant encore ses rapports avec la cavité collaire larvaire.

× 500 Fig. 80. — Portion d'une autre coupe frontale de la même série que la figure 78, passant suivant la ligne AB de la coupe transversale figure 87. La figure 80 nous montre la branche ascendante du tube digestif, coupée suivant sa longueur et en contact avec lui, mais sans connexions (cf. fig. 87), deux coupes à travers le vaisseau médio-dorsal. Celui-ci, décrivant un trajet sinueux sur un animal contracté comme l'est celui de la figure 78, une coupe longitudinale coupe successivement plusieurs sinuosités.

Digitized by Google

Grossissement.

× 200 Fig. 81 à 87. — Coupes transversales, suivies de haut en bas, dans le jeune Ver résultant de la métamorphose d'*A. branchiata* (*Ph. Mülleri*), s'appliquant à des individus dont la métamorphose vient d'avoir lieu.

Id. Fig. 81. — Coupe transversale dans la région supérieure d'un jeune Ver. Remarquer la discontinuité entre l'œsophage et la paroi lophophorale, une soudure devant réunir les deux parties à la suite de la disparition de l'aire tentaculaire. La figure montre aussi l'orifice d'invagination par lequel la paroi du tronc de la larve a été tirée dans l'intérieur du métasome (cf. fig. 84 et 85).

Id. Fig. 82. — Coupe transversale dans la région lophophorale d'un individu venant de subir la métamorphose. On reconnaît la cavité collaire, renfermant les globules sanguins, et la cavité cœlomique lophophorale. L'espace qui existe au dos de l'œsophage est le résultat d'un décollement accidentel.

Id. Fig. 83. — Autre coupe dans le même individu, passant au niveau de l'œsophage. Au dos de celui-ci se voit le vaisseau médian, débouchant dans la cavité collaire.

Id. Fig. 84 à 87. — Quatre coupes transversales empruntées au même individu que la figure 81.

Id. Fig. 84. — Coupe montrant l'œsophage entouré par la portion postérieure de la cavité collaire (cf. fig. 73) et renfermant la paroi du tronc de la larve dans l'intérieur du corps de l'adulte, l'orifice d'invagination se voyant sur la figure 81.

Id. Fig. 85. — Coupe passant plus bas. Le vaisseau dorsal est seul individualisé à ce niveau. On voit l'anneau ciliaire périanal, au milieu de la cavité du tronc de l'adulte, occupant le fond de la poche ectodermique qui se produit à la suite de l'invagination du corps de la larve.

Id. Fig. 86. — Coupe passant plus bas encore et montrant les deux vaisseaux.

Id. Fig. 87. — Coupe à travers la région musculaire. Celle-ci présente déjà la disposition asymétrique de l'adulte, et le nombre des faisceaux musculaires est le même que chez l'animal complètement développé (24). Le nerf latéral, d'ailleurs déjà reconnaissable sur les trois figures précédentes, se voit nettement ici, occupant sa position caractéristique, à trois faisceaux musculaires en avant de la ligne médio-dorsale, à gauche du plan médian.

× 250 Fig. 88. — Coupe sagittale médiane dans une larve (*A. Sabatieri*) prête à la métamorphose (cf. fig. 96, par rapport à laquelle elle est retournée). Cette figure est destinée à servir de terme de comparaison avec les trois suivantes, qui se rapportent à des larves métamorphosées.

Digitized by Google

Grossissement.

× 250 Fig. 89. — Coupe sagittale dans la branche descendante du tube digestif d'une larve venant de subir la métamorphose, et chez laquelle l'étirement que subit cette branche ne s'est pas encore produit. On reconnaît l'œsophage larvaire et le diverticule ventral de l'extrémité antérieure de l'estomac, dont la paroi cesse de former diverticule, vu qu'elle s'est redressée.

Id. Fig. 90. — Coupe sagittale dans la même région d'un stade plus avancé, chez lequel l'allongement de la branche descendante du tube digestif à l'intérieur du métasome a progressé, quoiqu'il ne soit pas encore arrivé à son terme. La région intermédiaire entre l'œsophage et l'estomac, autrement dit le pré-estomac, se reconnaît maintenant; on constate qu'elle dérive d'une portion de l'estomac larvaire, tout à fait antérieure et sans importance apparente chez la larve.

Id. Fig. 91. — Coupe sagittale (partiellement médiane) dans l'extrémité supérieure d'un individu nouvellement métamorphosé (le même que celui auquel la figure 89 est empruntée). On constate que l'intestin ascendant, tiré dans l'intérieur du métasome, tire à son tour la paroi du tronc larvaire dans l'intérieur, produisant une invagination dans laquelle passe tout d'abord le cercle ciliaire périanal, puis la paroi du corps larvaire, fortement contractée (cf. les coupes transversales d'*A. branchiata*, fig. 81, 84 et 85).

N. B. — La comparaison de ces différentes figures montre admirablement comment la cavité collaire larvaire se réduit, au cours de la métamorphose, à un sinus entourant l'œsophage. Elle se réduira progressivement jusqu'à ce qu'il n'en reste que les portions supérieures des vaisseaux longitudinaux et l'appareil circulatoire lophophoral.

PLANCHE V.

Figures 92 a 115. — **Actinotrocha Sabatieri.**

× 150 Fig. 92 a 96. — Cinq coupes sagittales médianes dans des larves de différents stades. Ces figures permettent de juger de l'accroissement subi pendant la vie libre de cette espèce. On constate qu'il est beaucoup moins considérable que chez *A. branchiata* (cf. fig. 14-19).

Id. Fig. 88. — Coupe d'un très jeune stade pélagique. Pas de papille anale.

Id. Fig. 89. — Coupe d'un stade notablement plus avancé. La papille anale s'est développée; elle correspond à toute la région du corps située en arrière des tentacules et dans laquelle se trouve l'intestin terminal. L'ébauche du métasome est déjà reconnaissable, sous forme d'épaississement ectodermique (*M.*).

Digitized by Google

Grossissement.

× 150 FIG. 94. — Stade plus avancé encore. Papille anale développée au point de mériter déjà la qualification de tronc. Ébauche métasomique invaginée.

Id. FIG. 95. — Stade chez lequel la cavité cœlomique du tronc s'est presque séparée de la cavité antérieure. Le septum est complet du côté ventral, mais il manque encore du côté dorsal. Le métasome décrit déjà plusieurs circonvolutions dans l'intérieur du corps de la larve.

Id. FIG. 96. — Larve complètement développée. La portion dorsale du septum n'est pas distincte, par suite de ce que la face dorsale de l'estomac est en contact avec la face profonde de la paroi dorsale du corps. S'en rapporter, pour cette région, à la figure 122. La cavité cœlomique du lophophore est apparue. Les globules sanguins ventraux se voient également.

× 200 FIG. 97 ET 98. Deux coupes transversales dans une très jeune larve, suivies d'arrière en avant. Stade de la figure 92.

Id. FIG. 99 ET 100. — Deux coupes transversales dans une larve plus avancée (semblable à celle de la fig. 93). L'épaississement métasomique existe déjà sur la figure 99.

Id. FIG. 101 ET 102. — Deux coupes dans une larve plus avancée encore.

× 500 FIG. 103. — Détails d'une coupe intermédiaire aux deux précédentes. Il s'agit d'une coupe transversale au niveau de la plaque métasomique, montrant la disposition réalisée par le mésoderme à ce moment. On voit, dans la cavité du corps, une cellule mésenchymatique libre, dont l'origine aux dépens de la couche qui tapisse le métasome est probable, et dont il y a lieu de supposer qu'elle contribuera à l'achèvement du revêtement mésoblastique de l'estomac, très incomplet encore.

× 200 FIG. 104 A 106. — Trois coupes transversales dans une larve plus avancée. La première passe immédiatement en avant de l'épaississement métasomique, quoiqu'encore en arrière de la base des tentacules; nous constatons, à ce niveau, l'existence d'un feuillet splanchnique incomplet du côté dorsal. La figure 105 est une coupe passant dans la cavité collaire, en avant de la base des tentacules ventraux. Quant à la figure 106, elle s'applique à une coupe passant au niveau de l'extrémité antérieure de l'estomac (diverticule ventral). A remarquer, de part et d'autre de celui-ci, un amas de cellules mésodermiques au contact de la paroi du corps. C'est l'ébauche des masses globulaires latérales (cf. fig. 123).

Id. FIG. 107 ET 108. — Deux coupes transversales dans une larve du stade de la figure 95, suivies d'arrière en avant. La première passe au niveau de l'orifice métasomique, la seconde en avant de celui-ci, mais encore en arrière de la base des tentacules. A ce niveau, la splanchnopleure est complète, et la

Digitized by Google

Grossissement.

figure 108 nous la montre se réfléchissant dans la somatopleure, sa partie libre constituant le septum tronco-collaire. Celui-ci sépare une cavité supra-intestinale, la cavité du tronc, d'une cavité infra-intestinale, la cavité collaire. La première est cœlomique, tandis que la seconde est hœmocélique. Au contact de la paroi du corps, celle-ci renferme une masse mésodermique, au sein de laquelle se creusera la cavité cœlomique lophophorale, visible sur la figure 109, mais qui donnera en outre des globules rouges.

× 200 Fig. 109. — Coupe transversale d'une larve complètement développée, montrant la cavité cœlomique lophophorale. On voit, au dos de l'estomac, le vaisseau médian, qui, seul, se prolonge aussi loin en arrière.

Id. Fig. 110 a 112. — Trois coupes transversales dans une larve complètement développée, empruntées à une série postéro-antérieure (il n'y a donc pas de renversement). La figure 110 montre les deux vaisseaux à la face dorsale de l'estomac (voir les détails fig. 119). Sur la figure 111 se voit l'endroit où le vaisseau latéral (gauche) débouche dans la cavité collaire, tandis que le vaisseau médian se prolonge jusqu'à la face dorsale de l'œsophage. Sur la figure 112, nous sommes en avant de l'extrémité antérieure du vaisseau médian lui-même. Cette figure nous montre les deux masses globulaires latérales, situées au contact du diverticule vacuolisé, ventral, de l'estomac.

Id. Fig. 113. — Coupe frontale dans une larve du stade de la figure 94. Cette coupe montre particulièrement bien le fait que la cavité du corps, possédant dans la région postérieure des revêtements mésodermiques complets, manque de ces revêtements dans la région antérieure. La cavité cœlomique du tronc communique ouvertement, à ce stade, avec la cavité blastocélienne collaire. Sur les coupes passant plus bas, c'est-à-dire plus ventralement, le septum tronco-collaire existe. Les figures 114 et 115 sont empruntées à la même série, et la seconde d'entre elles montre le septum.

× 500 Fig. 114 et 115. — Portions (de la moitié droite) de deux coupes frontales empruntées à la même larve que la figure précédente. La figure 114 est dorsale par rapport à la figure 115. Sur la seconde, le septum existe, tandis qu'il manque sur la première. La figure 115 est très démonstrative pour les rapports des organes urinaires, montrant que ceux-ci sont entièrement rétropéritonéaux.

PLANCHE VI.

Figures 116 a 133. — **Actinotrocha Sabatieri.**

Id. Fig. 116 a 120. — Développement des vaisseaux sanguins (cf. fig. 69 à 72, pl. III).

Digitized by Google

Grossissement.

× 500 FIG. 116. — Coupe transversale de la paroi dorsale de l'estomac, montrant ses rapports avec la splanchnopleure. Le vaisseau médian se formera en l'endroit où le feuillet mésodermique montre un léger épaississement; le décollement qui s'observe en dehors du plan médian, entre les épithéliums endodermique et mésodermique, est accidentel.

Id. FIG. 117. — Stade plus avancé. Le vaisseau médian existe déjà comme espace ouvert, renfermant des cellules, les cellules endothéliales.

Id. FIG. 118. — Stade plus avancé encore. La voûte du vaisseau, constituée par la splanchnopleure, commence à s'épaissir.

Id. FIG. 119. — Disposition réalisée par les vaisseaux immédiatement avant la métamorphose. On reconnaît le vaisseau médian, beaucoup plus développé, mais aussi le vaisseau latéral, gauche (la figure n'est pas renversée), moins avancé dans sa différenciation (cf. fig. 110).

Id. FIG. 120. — Montre les deux vaisseaux longitudinaux après la métamorphose, en coupe transversale passant par le préestomac. Il est clair que ces vaisseaux dérivent des vaisseaux préformés tous deux au dos de l'estomac de la larve (figure précédente).

Id. FIG. 121. — Portion d'une coupe frontale dans une larve d'un stade voisin de celui de la figure 113. La portion antérieure de la moitié gauche est seule représentée. Le septum tronco-collaire n'existe pas encore à ce niveau. Appliquées à la paroi du corps, à la hauteur du diverticule stomacal, se voient des cellules mésodermiques, qui représentent l'origine des globules rouges (cf. fig. 124).

Id. FIG. 122. — Portion d'une coupe sagittale médiane, dans une larve regardant à gauche. L'ébauche du vaisseau médio-dorsal, renfermant de nombreuses cellules endothéliales, est coupée suivant sa longueur. On voit nettement que cet espace vasculaire, emprisonné entre la paroi de l'estomac et la splanchnopleure, est en communication directe avec la cavité préseptale, ou cavité collaire.

Id. FIG. 123. — Portion dorsale d'une coupe transversale au niveau du diverticule stomacal, dans une larve du stade auquel se rapportent les figures 104 à 106, la dernière de ces figures donnant l'ensemble d'une coupe au même niveau que la figure 123. On voit, de part et d'autre du diverticule stomacal, des globules rouges embryonnaires, qui dérivent des cellules reconnues sur la figure 121.

Id. FIG. 124. — Portion d'une coupe frontale (cf. fig. 121) dans une larve chez laquelle le septum est complet et la cavité lophophorale développée. Les globules rouges (ceux de la masse latérale gauche, au contact du diverticule

Digitized by Google

Grossissement.

stomacal, sont seuls visibles) sont à un degré de différenciation plus avancé encore que nous ne les avions vus jusqu'ici.

× 500 Fig. 125. — Portion d'une coupe transversale (cf. fig. 112), passant par le diverticule ventral de l'estomac, dans une larve prête à la métamorphose. Les globules rouges ont continué leur évolution. On remarquera que, en même temps que leur nombre augmentait, leur noyau a considérablement diminué de taille.

Id. Fig. 126. — Portion, prise dans la moitié gauche, d'une coupe frontale dans une larve complètement développée. Cette figure est très démonstrative pour les rapports des différentes cavités du corps. On constatera aussi que les tentacules définitifs apparaissent ici comme épaississements de la base même des tentacules larvaires.

Id. Fig. 127 a 132. — Toutes coupes sagittales orientées de la même manière, leur face ventrale étant tournée vers la gauche.

Id. Fig. 127. — Coupe sagittale médiane, montrant un amas de cellules mésodermiques encore indifférentes (*cell.*), dans la cavité collaire, en arrière des tentacules.

× 250 Fig. 128. — Coupe sagittale médiane d'un stade plus avancé; la masse de cellules du stade précédent a donné naissance à des globules rouges embryonnaires; un certain nombre de cellules, plus petites, restées au contact de l'épiderme, vont se creuser d'une cavité, qui sera la cavité lophophorale, cœlomique.

× 500 Fig. 129. — Portion d'une coupe sagittale médiane, montrant un stade du développement de la cavité lophophorale et de la masse globulaire ventrale, intermédiaire à ceux des figures 127 et 131.

× 250 Fig. 130. — Coupe sagittale médiane empruntée à la même larve que la figure d'ensemble 95; montrant l'évolution des globules rouges plus avancée.

× 500 Fig. 131. — Reproduit les détails des cavités visibles sur la figure précédente.

× 250 Fig. 132. — Coupe sagittale médiane d'une larve complètement développée. (cf. fig. 96).

× 500 Fig. 133. — Portion d'une coupe sagittale (cf. fig. 96), pour montrer le sinus périanal, qui réalise exactement la même disposition que chez *A. branchiata* (cf. fig. 65, pl. III).

Digitized by Google

PLANCHE VII.

FIGURES 134 A 148. — **Anatomie de l'adulte.**

Phoronis hippocrepia.

Grossissement.

× 50 FIG. 134. — Coupe frontale dans l'extrémité supérieure, passant par le ganglion.

× 500 FIG. 135. — Vue du ganglion de la coupe précédente. Le ganglion central n'est que la portion médio-dorsale du nerf périœsophagien. Comme celui-ci, il consiste en un simple épaississement de l'ectoderme, avec cellules ganglionnaires et substance fibrillaire dans la profondeur. Il n'est pas impossible que des fibres nerveuses pénètrent dans les tractus mésodermiques qui traversent la cavité du corps, mais elles ne sont pas mises en évidence.

Id. FIG. 136. — Coupe transversale du nerf circulaire, empruntée à une coupe frontale voisine de celle de la figure 134.

Phoronis Sabatieri.

× 50 FIG. 137 — Coupe longitudinale oblique dans l'extrémité supérieure : 1. Vaisseau circulaire, arc externe; 2. Vaisseau circulaire, arc interne; 3. Branche du vaisseau efférent.

× 500 FIG. 138. — Coupe, à peu près sagittale médiane, du ganglion central. Les cellules ganglionnaires sont mieux différenciées que sur la figure 135. — Hématoxyline ferrique.

Id. FIG. 139. — Coupe transversale de la paroi du corps, vers le milieu de la hauteur du tronc (région musculaire). Cette portion de l'épiderme renferme le nerf latéral. A la coupe, il se présente comme un cordon tubulaire, à membrane fibreuse et à contenu clair, sans structure, donnant l'apparence d'un coagulum. Il siège dans la profondeur de l'épiderme, dont il occupe au moins la moitié de la hauteur.

Phoronis Mülleri.

Id. FIG. 140. — Portion d'une coupe transversale dans l'extrémité supérieure. On voit le canal urinaire gauche et l'intestin ascendant, tout près, l'un et l'autre, de leurs orifices externes, qui se trouvent quelques coupes plus haut. La fente qui sépare le canal urinaire de l'ectoderme, vers l'intérieur, fait partie d'un repli ectodermique formant la limite entre le lophophore proprement dit et la papille anale, qui porte, outre l'anus, la terminaison des organes urinaires. Ce qu'il faut remarquer, c'est le nerf latéral, que l'on peut suivre jusqu'à ce niveau, où il paraît se perdre dans le nerf circulaire, à l'endroit même où celui-ci se continue dans le ganglion.

Digitized by Google

Phoronis Sabatieri.

Grossissement.

× 500 Fig. 141. — Coupe transversale du vaisseau circulaire, arc externe, prise dans une coupe voisine de celle dont la figure 137 donne l'ensemble, et montrant les rapports du vaisseau circulaire avec un vaisseau tentaculaire. Le vaisseau circulaire est, à ce niveau, complètement subdivisé par une membrane double, en deux espaces superposés, paraissant pourtant présenter des communications sur d'autres coupes (question non éclaircie).

Id. Fig. 142. — Vaisseaux en cæcum, à l'état de contraction, permettant de reconnaître l'existence de fibres musculaires longitudinales et circulaires : *a*. Vue en long; *b*. En coupe transversale. Hématoxyline ferrique.

Id. Fig. 143. — Portion, en vue superficielle, de la paroi du vaisseau médian, prise dans le voisinage de la figure 147, le vaisseau étant à l'état de dilatation. On ne reconnaît qu'un seul système de fibres musculaires, transversales ou circulaires.

Id. Fig. 144. — Globules sanguins, colorés à l'hématoxyline ferrique, dans lesquels apparaît un corps discoïdal, vu de face sur l'un des globules, et de profil sur l'autre. Les globules renfermant ces inclusions sont l'exception, mais ils ne sont pas rares. Il est manifeste que ce corps énigmatique est sans rapport avec le noyau du globule.

Phoronis Mülleri.

Id. Fig. 145. — Coupe du préestomac, avec les deux vaisseaux longitudinaux. A comparer avec les figures 71, 72 (pl. III) et 87 (pl. IV).

Id. Fig. 146. — Coupe du vaisseau médian (afférent) au niveau de l'œsophage.

Id. Fig. 147. — Coupe au niveau de l'estomac, montrant le vaisseau médian dans sa partie inférieure.

Id. Fig. 148. — Coupe du préestomac, au voisinage de son point de continuité avec l'estomac. On voit le vaisseau latéral, dont la paroi splanchnopleurale a donné naissance à un tissu particulier (« vaso-péritonéal »), dans lequel les globules rouges paraissent subir une dégénérescence.

Digitized by Google

Fig. 1 à 29.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

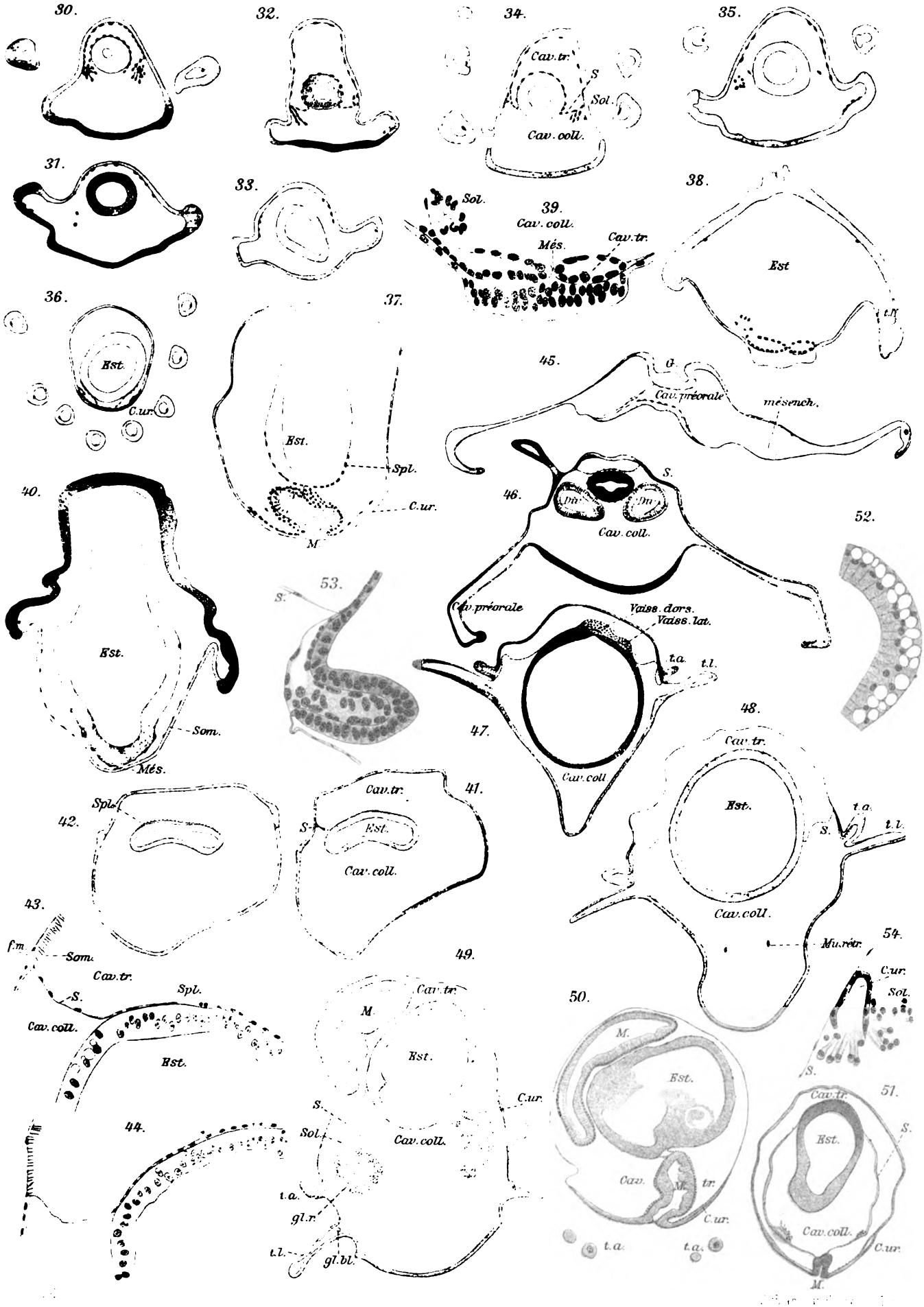


Fig. 30 à 54.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 55 à 76.

Digitized by Google

Digitized by Google

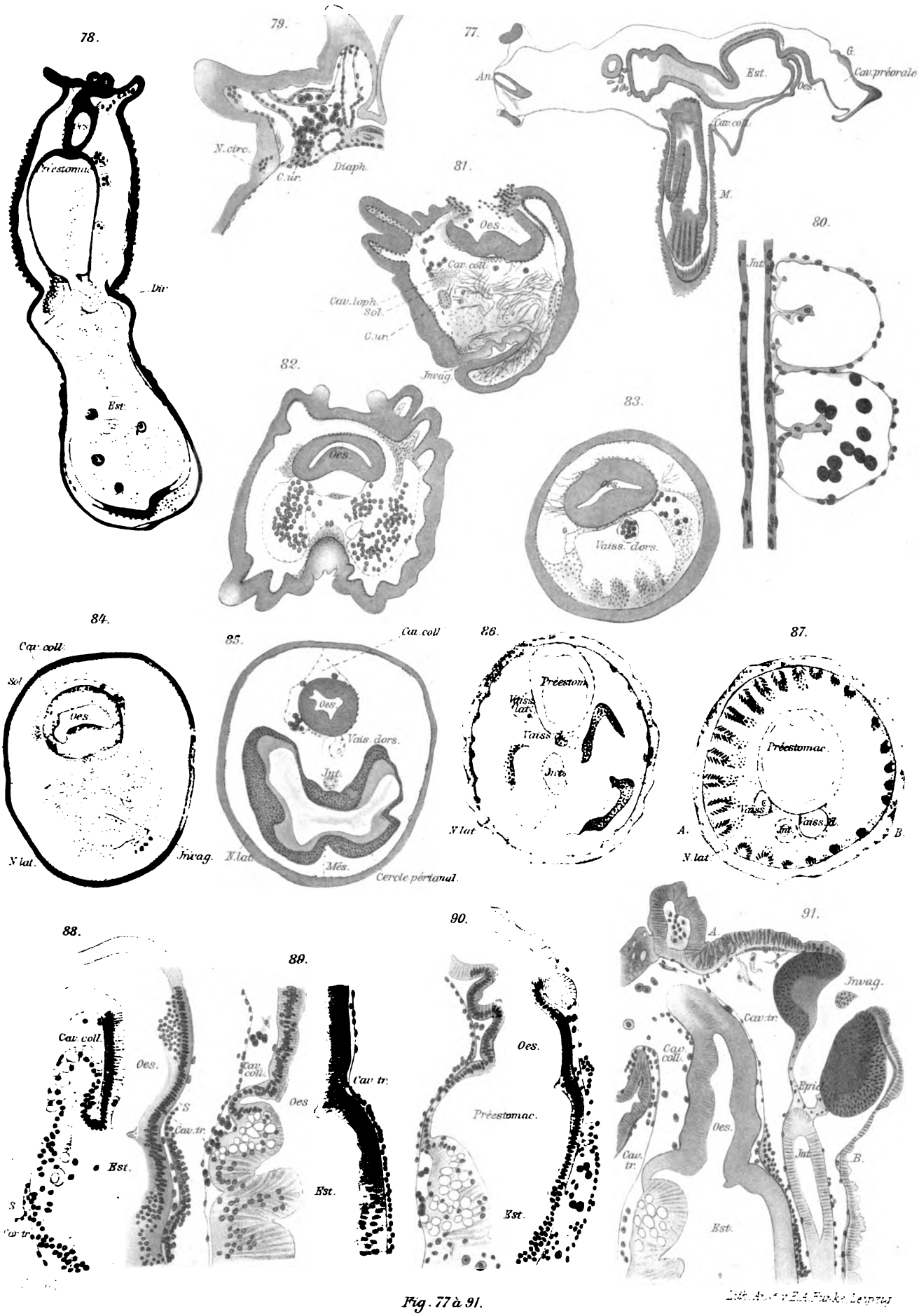


Fig. 77 à 91.

Digitized by Google

Digitized by Google

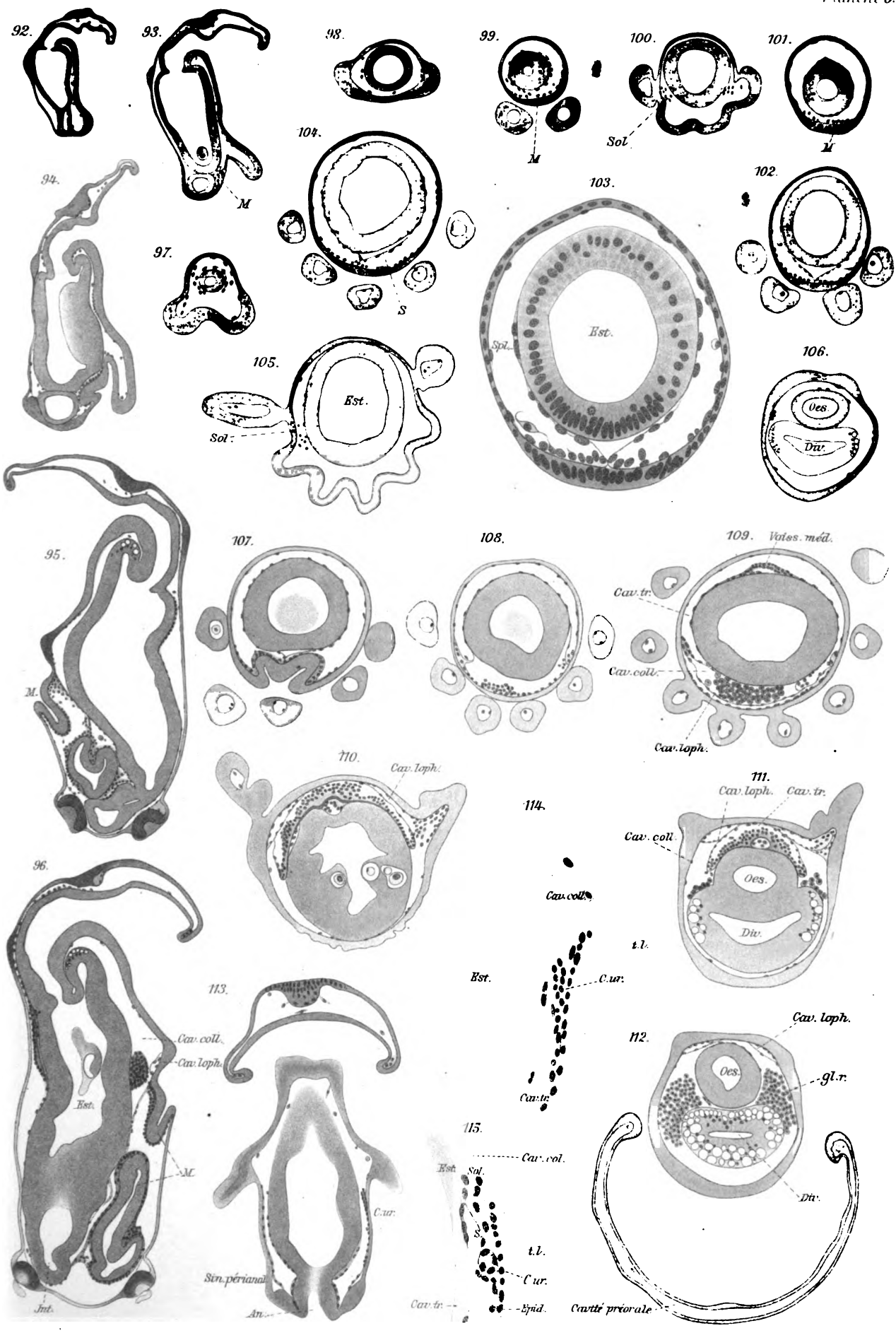


Fig. 92 à 115.

Digitized by Google

Digitized by Google

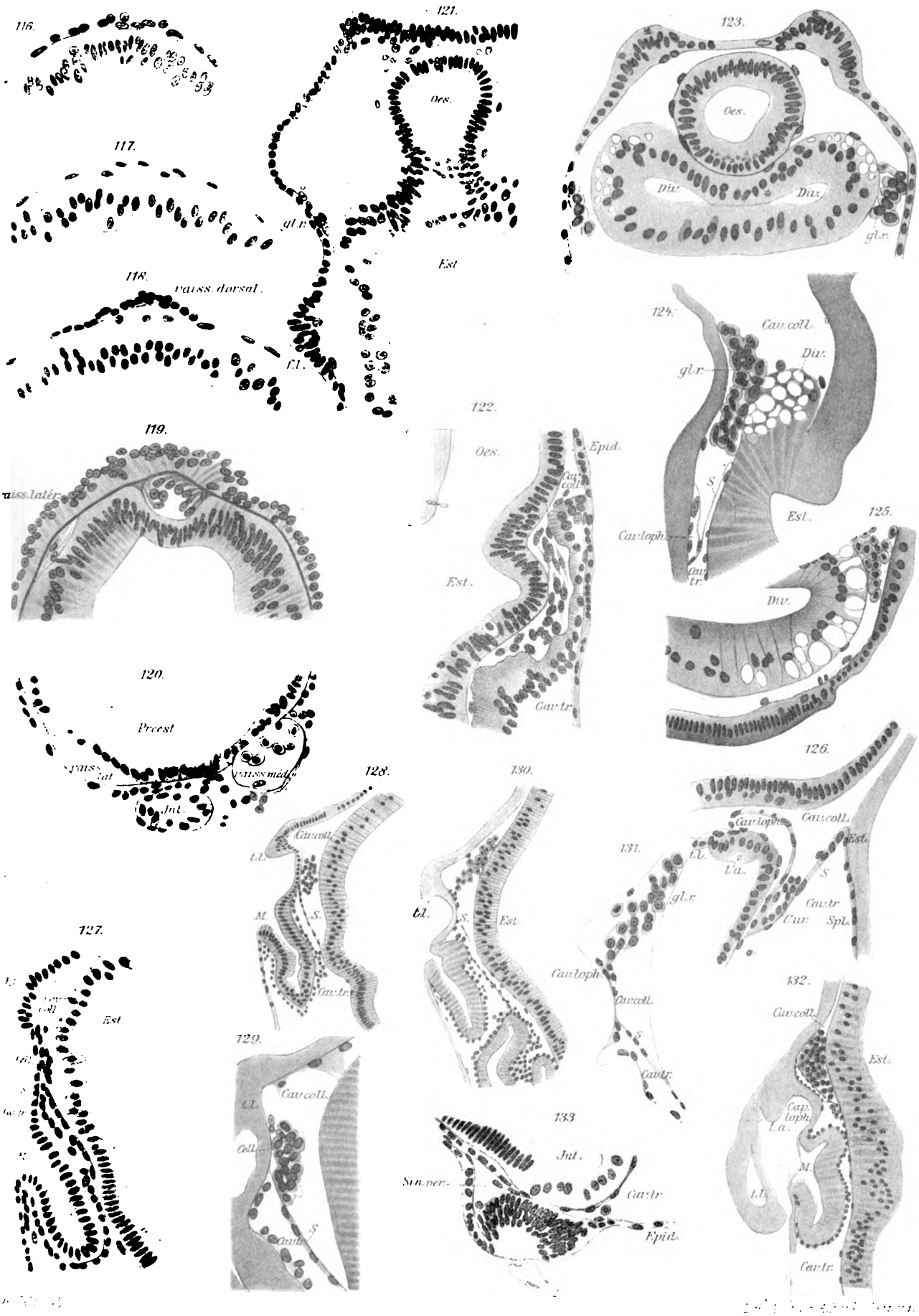
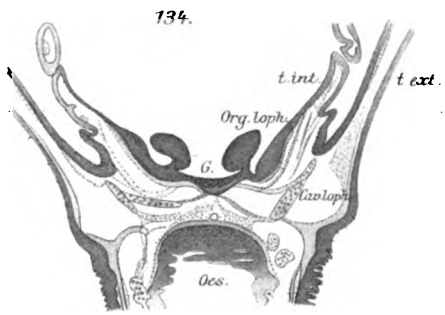
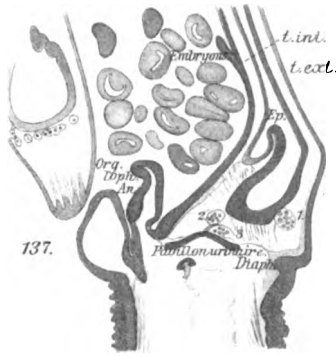


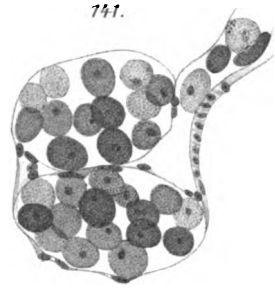
Fig. 116 à 133

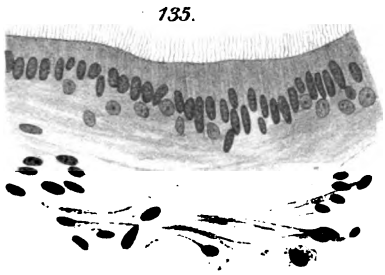
Digitized by Google

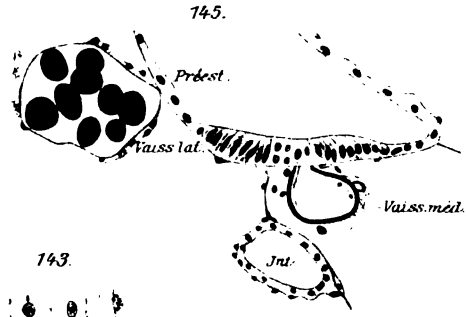
Digitized by Google

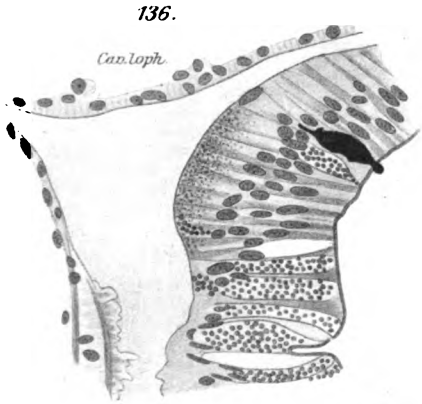


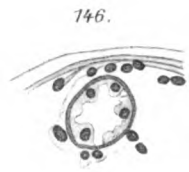


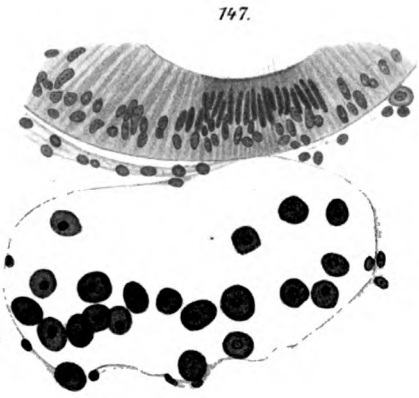


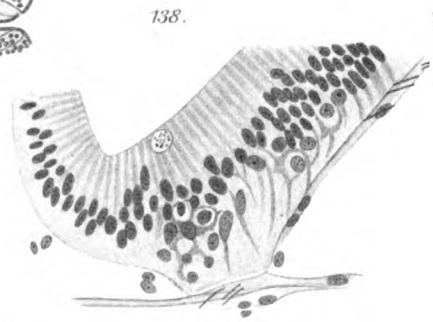


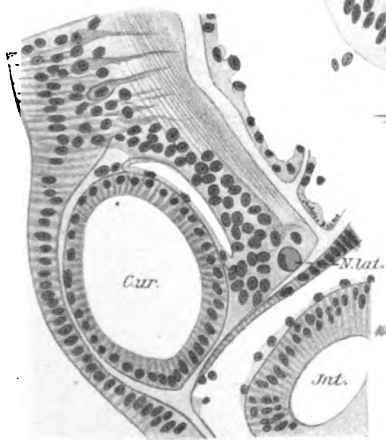


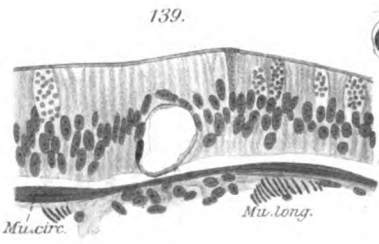












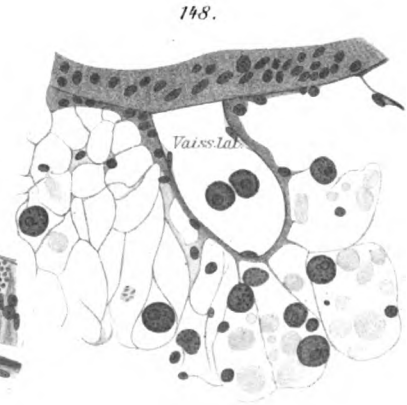


Fig 134 à 148.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

25.562

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

CLASSE DES SCIENCES

MÉMOIRES

COLLECTION IN-4°, TOME I.

FASCICULE II.

GOMES TEIXEIRA (F.). — Sur la série de Lagrange et ses applications (29 pages).

BRUXELLES
HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE
Rue de Louvain, 112
—
1904

Digitized by Google

ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES, DES LETTRES ET DES BEAUX-ARTS DE BELGIQUE

AVIS

L'ACADÉMIE a publié trois collections de mémoires depuis son rétablissement en 1816 :

1° *Mémoires de l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*, in-4°, tomes I-LIV, 1820-1904;

2° *Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers*, in-4°, tomes I-LXII, 1818-1904;

3° *Mémoires couronnés et autres Mémoires*, in-8°, tomes I-LXVI, 1840-1904.

Dans sa séance générale du 10 mai 1904, l'Académie a pris la résolution (approuvée par Arrêté royal du 3 juin 1904) de publier dorénavant ses Mémoires en deux séries distinctes, savoir :

A. **Mémoires de la Classe des sciences;**

B. **Mémoires de la Classe des lettres et des sciences morales et politiques et de la Classe des beaux-arts.**

Chacune de ces deux séries comprendra deux collections : une **Collection in-4°** et une **Collection in-8°.**

25 OCTOBRE 1904.

Digitized by Google

JUL 2

SUR

LA SÉRIE DE LAGRANGE

ET

SES APPLICATIONS

PAR

F. GOMES TEIXEIRA

PROFESSEUR A L'ACADÉMIE POLYTECHNIQUE DE PORTO

ANCIEN PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE COIMBRE

(Présenté à la Classe des sciences dans sa séance du 6 février 1904.)

Digitized by Google

Digitized by Google

SUR

LA SÉRIE DE LAGRANGE

ET

SES APPLICATIONS

---

1. — Soient données les équations

$$u = f(z), \qquad z = t + x\varphi_1(z) + x^2\varphi_2(z) + \cdots + x^k\varphi_k(z).$$

La fonction u, qu'elles définissent, peut être développée en série dont les termes sont des fonctions entières, déterminées, de x, au moyen de la formule de Lagrange, quand sont satisfaites quelques conditions bien connues; et de ce développement on peut déduire un autre, ordonné suivant les puissances entières et positives de x, que nous avons indiquées dans deux travaux publiés dans le *Journal de Mathématiques pures et appliquées* (3e sér., t. VII, et 4e sér., t. V).

Les formules dont on vient de faire mention sont applicables au développement des fonctions algébriques, comme l'a fait voir M. David dans un mémoire important publié dans le *Journal de l'École polytechnique de Paris* (cahier LVII, 1887), où il a fait voir qu'elles donnent le développement de la fonction $f(y)$ de la racine y de l'équation algébrique $F(x, y) = 0$, que prend la valeur y_1, quand $x = x_1$, en série convergente dans le voisinage de x_1, quand sont satisfaites quelques conditions qu'il détermine. Mais M. David n'y a pas considéré que le cas où y_1 est une racine *simple* de l'équation $F(x_1, y) = 0$; et les conditions qu'il a trouvées sont, en général,

Digitized by Google

d'une application difficile, et il faut, dans la plupart des cas, les remplacer par d'autres, moins générales mais plus simples.

C'est cette question du développement des fonctions algébriques que nous allons considérer dans la première partie de ce travail. Nous y considérons non seulement le cas, étudié par M. David, où y_1 est une racine *simple* de $F(x_1, y) = 0$, mais encore quelques autres dans lesquels y_1 est une racine *multiple* de cette équation, et nous y cherchons des conditions pour la convergence des séries considérées qui, n'étant pas nécessairement les plus générales et ne donnant pas la plus grande aire où cette convergence a lieu, soient de facile application.

La question qu'on vient d'indiquer est celle que nous avons principalement en vue dans ce travail. Mais nous profitons de cette occasion pour donner, dans la deuxième partie, quelques développements particuliers qui résultent des formules antérieurement rapportées, et, dans la troisième partie, quelques représentations des coefficients de ces formules-ci.

I

Sur l'application de la formule de Lagrange au développement des fonctions algébriques.

2. — Soient $f(z)$, $\varphi_1(z)$, $\varphi_2(z)$, ..., $\varphi_k(z)$ des fonctions holomorphes dans une aire A, limitée par un contour K, et soit t l'affixe d'un point de son intérieur.

En appliquant la série de Lagrange à la fonction u, définie par les équations

$$u = f(z), \qquad z = t + xF(z), \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (1)$$

où

$$F(z) = \varphi_1(z) + x\varphi_2(z) + x^2\varphi_3(z) + \cdots + x^{k-1}\varphi_k(z), \quad \ldots\ldots\ldots (2)$$

on trouve premièrement

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{m} \frac{x^n}{n!} \cdot \frac{d^{n-1}\{f'(t)[F(t)]^n\}}{dt^{n-1}} + R_m,$$

Digitized by Google

où

$$R_m = \frac{1}{2i\pi}\int_K \frac{x^{m+1}[F(z)]^{m+1} f(z)[1 - xF'(z)]}{(z-t)^{m+2}\left[1 - \frac{xF(z)}{z-t}\right]} dz ;$$

et, en ayant égard à l'inégalité

$$|R_m| < \frac{\sigma}{2\pi} \cdot \frac{M^{m+1} M_1}{1 - M},$$

où M et M_1 représentent respectivement les plus grandes valeurs que prennent

$$\left|\frac{xF(z)}{z-t}\right|, \qquad \left|\frac{f(z)}{z-t}\right| \left|1 - xF'(z)\right|,$$

quand z décrit le contour K, et σ la longueur de ce contour, on trouve ensuite le développement

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \cdot \frac{d^{n-1}\{f'(t)[F(t)]^n\}}{dt^{n-1}}, \quad \ldots\ldots\ldots (3)$$

quand $M < 1$, et, par conséquent, quand on a pour tout point z de K_1

$$\left|\frac{x\varphi_1(z) + x^2\varphi_2(z) + \cdots}{z-t}\right| < 1. \quad \ldots\ldots\ldots (4)$$

Le développement qu'on vient d'écrire est *uniformément* convergent dans une aire B où sont représentées les valeurs de x qui satisfont à cette condition. En effet, en représentant par P et Q les plus grandes valeurs que prennent M et M_1 dans l'aire B, on a l'inégalité

$$|R_m| < \frac{\sigma}{2\pi} \cdot \frac{P^{m+1} Q}{1 - P},$$

dont le second membre est indépendant de x et tend vers zéro, pour $m = \infty$.

3. — Les termes de la série (3) sont des fonctions entières de x, et il

Digitized by Google

résulte d'un théorème bien connu qu'on doit à Weierstrass (*), qu'on en peut tirer une autre ordonnée suivant les puissances entières et positives de x, convergente pour toutes les valeurs de x représentées par les points de l'aire d'un cercle qui a le centre dans l'origine des coordonnées et qui ne coupe pas le contour de l'aire B.

On trouve de cette manière, comme nous l'avons déjà fait voir dans une note publiée dans le *Journal de Mathématiques pures et appliquées* (4e sér., t. V, p. 67), le développement suivant :

$$f(z) = f(t) + \sum_{1}^{\infty} x^n \sum' \frac{1}{\alpha!\,\beta!\,\ldots\,\lambda!} \cdot \frac{d^{b-1}\{f'(t)\,[\varphi_1(t)]^{\alpha}\,[\varphi_2(t)]^{\beta}\ldots[\varphi_k(t)]^{\lambda}\}}{dt^{b-1}}, \quad \ldots \quad (5)$$

où la somme Σ' se rapporte à toutes les solutions entières, positives ou nulles, de l'équation

$$\alpha + 2\beta + 3\gamma + \cdots + k\lambda = n,$$

et où

$$b = \alpha + \beta + \gamma + \cdots + \lambda.$$

Il convient de remarquer que, dans ce qui précède, k peut être égal à l'infini, si la série qui entre alors dans le second membre de (2) représente une fonction holomorphe de x et z dans l'aire A pour ce qui concerne z, et dans l'aire B pour ce qui concerne x.

4. — Cela posé, nous allons étudier la condition (4).

Supposons que le contour de l'aire A soit une circonférence de rayon égal à R ayant son centre dans le point d'affixe t et qu'il soit

$$z - t = \rho(\cos\theta + i\sin\theta), \qquad x = r(\cos\omega + i\sin\omega).$$

Si à une valeur particulière donnée à ρ correspond une autre, r_1, pour r, telle que l'inégalité (4) soit satisfaite par toutes les valeurs de θ et ω, comprises entre 0 et 2π, et par celles de r inférieures à r_1, la formule (5) est

(*) *Monatsberichte der K. Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1880.

Digitized by Google

applicable à toutes les valeurs de x représentées par les points de l'aire du cercle de rayon égal à r_1, ayant le centre dans l'origine des coordonnées.

Pour obtenir le plus grand cercle qui satisfasse à ces conditions, il faut chercher d'abord la plus grande valeur que prend le premier membre de l'inégalité (4), quand θ varie depuis 0 jusqu'à 2π, et la valeur correspondante de z, que nous représenterons par z', laquelle dépend de r, ω et ρ; il faut chercher ensuite la plus petite valeur, r', que prend la fonction r définie par l'équation

$$\left|\frac{x\varphi_1(z') + x^2\varphi_2(z') + \cdots}{z' - t}\right| = 1,$$

quand ω varie depuis 0 jusqu'à 2π; et il faut chercher enfin la plus grande valeur, η, que prend r' quand ρ varie depuis 0 jusqu'à R. Alors η est le rayon du cercle demandé.

On voit par ce qui précède que la détermination de η au moyen de (4) n'est pas, en général, facile, à cause de la complexité des conditions auxquelles doivent satisfaire les quatre variables qui y entrent. On peut même trouver dans la solution de ce problème des difficultés insurmontables, et il faut alors se contenter de la connaissance d'un cercle de convergence, pour la série (5), de rayon plus petit que ce nombre-là, ce qui est d'ailleurs suffisant en beaucoup de questions; et, pour le déterminer, on peut employer l'inégalité

$$r\left|\frac{\varphi_1(z)}{z-t}\right| + r^2\left|\frac{\varphi_2(z)}{z-t}\right| + \cdots < 1, \quad \ldots\ldots\ldots \quad (6)$$

qui résulte de (4) et de la suivante :

$$\left|\frac{x\varphi_1(z) + x^2\varphi_2(z) + \cdots}{z-t}\right| < \left|\frac{x\varphi_1(z)}{z-t}\right| + \left|\frac{x^2\varphi_2(z)}{z-t}\right| + \cdots$$

L'inégalité (6) est bien plus simple que (4), parce qu'elle ne contient pas ω; mais elle est encore, en général, difficile à appliquer, et il faut donc la remplacer, en beaucoup de cas, par quelque autre plus simple. Nous donnerons bientôt, pour le cas des fonctions algébriques, qui sont celles

Digitized by Google

dont nous avons ici principalement le développement en vue, une condition qui résulte de la précédente et qu'il est facile d'appliquer.

3. — Dans le cas important où les équations (1) se réduisent aux suivantes :

$$u = f(z), \qquad z = t + x\varphi_1(z) + x^2\varphi_2(z),$$

les conditions (4) et (6) mènent au même résultat.

En effet, alors la condition (4) se réduit à la suivante :

$$\left|\frac{x\varphi_1(z) + x^2\varphi_2(z)}{z - t}\right| < 1.$$

Mais, en posant

$$\frac{\varphi_1(z)}{z - t} = \rho_1(\cos a + i \sin a),$$

$$\frac{\varphi_2(z)}{z - t} = \rho_2(\cos b + i \sin b),$$

$$x = r(\cos \omega + i \sin \omega),$$

on trouve

$$\left|\frac{x\varphi_1(z) + x^2\varphi_2(z)}{z - t}\right| = r\sqrt{\rho_1^2 + \rho_2^2 r^2 + 2r\rho_1\rho_2 \cos(a - b - \omega)}.$$

Donc, la plus grande valeur que prend le premier membre de cette identité pour chaque valeur de z correspond à $\omega = b - a$ et est, par conséquent, égale à

$$r(\rho_1 + \rho_2 r),$$

ou

$$\left|\frac{r\varphi_1(z)}{z - t}\right| + \left|\frac{r^2\varphi_2(z)}{z - t}\right|;$$

il en résulte que la plus grande valeur qu'il prend, quand z décrit le contour de A, est égale à la plus grande valeur que prend alors cette dernière expression.

On voit donc que, dans le cas particulier que nous venons de considérer, on peut employer la condition (6) pour déterminer la valeur de η.

Digitized by Google

6. — Nous allons maintenant appliquer la doctrine précédente aux fonctions algébriques.

Soit y une fonction algébrique de x définie par l'équation

$$f_1(x, y) = 0, \quad \ldots \quad (7)$$

et (x_1, y_1) un système de valeurs qui lui satisfasse; et supposons qu'on veuille développer la branche y de cette fonction qui prend la valeur y_1, quand on donne à x la valeur de x_1, ou $f(y)$ en série convergente dans un certain cercle ayant le centre dans le point d'affixe x_1. Supposons encore, premièrement, que y_1 soit une racine simple de l'équation $f_1(x_1, y) = 0$.

Cela posé, si l'on remplace dans l'équation (7) x par $x - x_1$ et y par $y - y_1$, on la réduit à la forme

$$\begin{aligned} &A_1 y + A_2 y^2 + \cdots + A_m y^m + \cdots \\ &- x\,(A_0^{(1)} + A_1^{(1)} y + A_2^{(1)} y^2 + \cdots) \\ &- x^2 (A_0^{(2)} + A_1^{(2)} y + A_2^{(2)} y^2 + \cdots) \\ &- \ldots \ldots \ldots \ldots = 0, \end{aligned}$$

où, par hypothèse, A_1 est différent de zéro; ou

$$y = x\varphi_1(y) + x^2\varphi_2(y) + x^3\varphi_3(y) + \cdots,$$

où

$$\varphi_1(y) = \frac{A_0^{(1)} + A_1^{(1)} y + A_2^{(1)} y^2 + \cdots}{A_1 + A_2 y + A_3 y^2 + \cdots},$$

$$\varphi_2(y) = \frac{A_0^{(2)} + A_1^{(2)} y + A_2^{(2)} y^2 + \cdots}{A_1 + A_2 y + A_3 y^2 + \cdots},$$

$$\ldots \ldots \ldots \ldots \ldots$$

L'équation qu'on vient d'obtenir a la forme considérée dans le n° 2, et l'on peut, par conséquent, développer y ou $f(y)$ au moyen de la série de Lagrange, ou au moyen de la formule (5), si l'on veut trouver un développement ordonné suivant les puissances de x.

Pour étudier la convergence de la série qui alors résulte de (5), remarquons que l'inégalité (6) donne dans ce cas

$$\left|\frac{r(A_0^{(1)} + A_1^{(1)} y + \cdots)}{y(A_1 + A_2 y + \cdots)}\right| + \left|\frac{r^2(A_0^{(2)} + A_1^{(2)} y + \cdots)}{y\,(A_1 + A_2 y + \cdots)}\right| + \cdots < 1,$$

Digitized by Google

et que cette inégalité est satisfaite quand

$$\frac{r\{|A_0^{(1)}| + |A_1^{(1)}|\,|y| + \cdots + r[|A_0^{(2)}| + |A_1^{(2)}|\,|y| + \cdots] + \cdots\}}{|y|\,\{|A_1| - |A_2|\,|y| - |A_3|\,|y|^2 - \cdots\}} < 1,$$

et

$$|A_1| > |A_2|\,|y| + |A_3|\,|y|^2 + \cdots$$

Si l'on détermine deux nombres r_1 et ρ tels que ces deux inégalités soient satisfaites lorsque $r = r_1$ et $|y| = \rho$, les mêmes inégalités sont satisfaites quand $r < r_1$, et les formules (3) et (5) sont valables pour toutes les valeurs de x représentées par les points de l'aire du cercle de rayon égal à r_1, ayant le centre dans l'origine des coordonnées.

Pour trouver le plus grand cercle que ces inégalités peuvent donner, il faut chercher la valeur de ρ qui rend maximum la valeur de r donnée par l'équation

$$\frac{r\{|A_0^{(1)}| + |A_1^{(1)}|\,\rho + \cdots + r[|A_0^{(2)}| + |A_1^{(2)}|\,\rho + \cdots] + \cdots\}}{\rho\{|A_1| - |A_2|\,\rho - \cdots\}} = 1,$$

et satisfait à la condition

$$|A_1| > |A_2|\,\rho + |A_3|\,\rho^2 + \cdots$$

La valeur de r correspondante est le rayon du cercle demandé.

L'inégalité qui précède ne donne pas, en général, le plus grand cercle dans lequel la série (5) est convergente, mais elle est de facile application et peut donc être utile en beaucoup d'occasions.

7. — Nous avons supposé dans ce qui précède que A_1 est différent de zéro. Supposons maintenant que

$$A_1 = 0, \quad A_2 = 0, \quad \ldots, \quad A_{m-1} = 0,$$

et que A_m est différent de zéro.

Il vient dans ce cas

$$y = x^{\frac{1}{m}}[\psi_1(y) + x\psi_2(y) + x^2\psi_3(y) + \cdots]^{\frac{1}{m}},$$

Digitized by Google

où

$$\psi_1(y) = \frac{A_0^{(1)} + A_1^{(1)} y + A_2^{(1)} y^2 + \cdots}{A_m + A_{m+1} y + A_{m+2} y^2 + \cdots},$$

$$\psi_2(y) = \frac{A_0^{(2)} + A_1^{(2)} y + A_2^{(2)} y^2 + \cdots}{A_m + A_{m+1} y + A_{m+2} y^2 + \cdots},$$

$$\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots,$$

ou, en posant $x^{\frac{1}{m}} = v\varepsilon_m$,

$$y = \varepsilon_m v \left[\psi_1(y) + v^m \psi_2(y) + v^{2m} \psi_3(y) + \cdots\right]^{\frac{1}{m}},$$

où l'on représente par ε_m une quelconque des racines de l'équation $\zeta^m = 1$.

On peut appliquer à cette équation la formule (3), en y posant

$$t = 0, \qquad F(y, v) = \varepsilon_m \left[\psi_1(y) + v^m \psi_2(y) + v^{2m} \psi_3(y) + \cdots\right]^{\frac{1}{m}},$$

et l'on obtient un développement convergent applicable à toutes les valeurs de v représentées par les points d'une aire B, quand on a, pour toutes ces valeurs de v et pour toutes les valeurs de y représentées par les points d'une aire A,

$$\left.\begin{array}{c} |A_0^{(1)} + A_1^{(1)} y + A_2^{(1)} y^2 + \cdots + v^m [A_0^2 + A_1^{(2)} y + \cdots] + \cdots| > 0, \\ |A_m + A_{m+1} y + A_{m+2} y^2 + \cdots| > 0, \end{array}\right\} \quad \cdots\cdots (7)$$

et, pour toutes les valeurs de y représentées par les points du contour de A,

$$\frac{|v|\,|\psi_1(y) + v^m \psi_2(y) + \cdots|^{\frac{1}{m}}}{|y|} < 1.$$

Dans ce cas, $F(y, v)$ est, en effet, une fonction holomorphe de y dans l'aire A, x étant l'affixe d'un point quelconque de l'aire B, et l'inégalité (4) est satisfaite.

La détermination d'une aire où sont représentées toutes les valeurs de v qui satisfont aux conditions précédentes n'est pas, en général, facile; mais de ces inégalités, on peut en déduire de plus simples, qui déterminent une partie de cette aire.

Digitized by Google

En effet, la dernière inégalité peut être remplacée par la suivante :

$$\frac{|v|^m\,|\phi_1(y)+v^m\psi_2(y)+\cdots|}{|y|^m}<1,$$

qui est satisfaite par les valeurs de y et v, qui satisfont à la suivante :

$$\frac{|v|^m\{|A_0^{(1)}|+|A_1^{(1)}|\,|y|+\cdots+|v|^m[|A_0^{(2)}|+|A_1^{(2)}|\,|y|+\cdots]+\cdots\}}{|y|^m\,|A_m+A_{m+1}y+\cdots|}<1.$$

Mais on a

$$|A_m+A_{m+1}y+\cdots|>|A_m|-|A_{m+1}|\,|y|-\cdots$$

Donc pour que l'inégalité considérée ait lieu, il suffit qu'on ait

$$|A_m|>|A_{m+1}|\,|y|+|A_{m+2}|\,|y|^2+\cdots, \quad\ldots\ldots\ldots \quad (8)$$

$$\frac{|v|^m\{|A_0^{(1)}|+|A_1^{(1)}|\,|y|+\cdots+|v|^m[|A_0^{(2)}|+|A_1^{(2)}|\,|y|+\cdots]+\cdots\}}{|y|^m\{|A_m|-|A_{m+1}|\,|y|-|A_{m+2}|\,|y|^2-\cdots\}}<1. \quad (9)$$

Considérons maintenant les inégalités (7). Pour qu'elles aient lieu, il suffit qu'on ait

$$\frac{|A_1^{(1)}y+A_2^{(1)}y^2+\cdots+v^m[A_0^{(2)}+A_1^{(2)}y+\cdots]+\cdots|}{|A_0^{(1)}|}<1 \quad\ldots\ldots \quad (10)$$

et

$$|A_m|>|A_{m+1}|\,|y|+|A_{m+2}|\,|y|^2+\cdots,$$

et, par conséquent, elles sont satisfaites par les valeurs de y et v qui satisfont à cette deuxième inégalité et à la suivante :

$$\frac{|A_1^{(1)}|\,|y|+|A_2^{(1)}|\,|y|^2+\cdots+|v|^m[|A_0^{(2)}|+|A_1^{(2)}|\,|y|+\cdots]+\cdots|}{|A_0^{(1)}|}<1. \quad (11)$$

Si l'on détermine donc deux nombres η et ρ tels que les inégalités (8), (9), (11) soient satisfaites quand $|v|=\eta$ et $|y|=\rho$, les inégalités (8) et (11) sont aussi satisfaites quand $|v|<\eta$ et $|y|<\rho$, et l'inégalité (9) quand $|v|<\eta$.

Digitized by Google

On peut donc développer $f(y)$ au moyen de la formule

$$f(y) = f(0) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{v^n}{n!} \left[\frac{d^{n-1}\{f'(t)[F(t,v)]^n\}}{dt^{n-1}} \right]_0, \quad \ldots \quad (12)$$

quand v est l'affixe d'un point quelconque de l'aire du cercle de rayon égal à η, ayant le centre dans l'origine des coordonnées.

8. — On peut déduire du développement qu'on vient de trouver un autre ordonné suivant les puissances entières et positives de v. En effet, puisque l'inégalité (10) est satisfaite, la fonction $F(y, v)$ peut être développée en série ordonnée suivant les puissances entières et positives de

$$\frac{A_1^{(1)}y + A_2^{(1)}y^2 + \cdots + v^m[A_0^{(2)} + A_1^{(2)}y + \cdots] + \cdots}{A_0^{(1)}},$$

et cette série est uniformément convergente dans le cercle de rayon égal à η, ayant le centre dans l'origine des coordonnées, quand y représente un point du cercle de rayon égal à ρ, ayant le centre dans le même point. On en conclut, au moyen d'un théorème de Weierstrass précédemment rapporté, que $F(y, v)$ peut être développée en série ordonnée suivant les puissances entières et positives de v, convergente dans le cercle de rayon η considéré. On trouve ainsi un développement de la forme suivante :

$$y = \varepsilon_m v[\varphi_0(y) + \varphi_m(y)v^m + \varphi_{2m}(y)v^{2m} + \cdots],$$

auquel on peut appliquer la formule (5), qui donne :

$$f(y) = f(0) + \sum_{m=1}^{\infty} \varepsilon_m^n v^n \Sigma' \frac{1}{\alpha!\beta!\gamma!\ldots} \cdot \left[\frac{d^{b-1}\{f'(t)[\varphi_0(t)]^\alpha[\varphi_m(t)]^\beta \cdots\}}{dt^{b-1}} \right]_0, \quad \ldots \quad (13)$$

où la somme Σ' se rapporte à toutes les solutions entières, positives ou nulles, de l'équation

$$\alpha + (m+1)\beta + (2m+1)\gamma + \cdots = n,$$

et où

$$b = \alpha + \beta + \gamma + \cdots$$

Digitized by Google

On peut encore écrire les formules qu'on vient de trouver de la manière suivante :

$$f(y) = f(0) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\varepsilon_m^n x^{\frac{n}{m}}}{n!} \left[\frac{d^{n-1} \{ f'(t) [F_1(t)]^n \}}{dt^{n-1}} \right]_0,$$

et

$$f(y) = f(0) + \sum_{n=1}^{\infty} \varepsilon_m^n x^{\frac{n}{m}} \sum \frac{1}{\alpha! \beta! \gamma! \dots} \left[\frac{d^{b-1} \{ f'(t) [\psi_1(t)]^\alpha [\psi_2(t)]^\beta \dots \}}{dt^{b-1}} \right]_0,$$

où

$$F_1(t) = \psi_1(t) + x\psi_2(t) + x^2\psi_3(t) + \cdots$$

et

$$x^{\frac{n}{m}} = r^{\frac{n}{m}} \left(\cos \frac{n}{m} \omega + i \sin \frac{n}{m} \omega \right).$$

Chacune de ces formules donne pour $f(y)$ m valeurs différentes, qui correspondent aux m valeurs de ε_m, et elles sont valables pour toutes les valeurs de x représentées par les points de l'aire d'un cercle de rayon égal à η^m, ayant le centre dans l'origine des coordonnées.

9. — Soient

$$y_1, y_2, y_3, \dots, y_m$$

les m valeurs de y qui correspondent aux m valeurs de ε_m.

La formule (12) donne

$$f(y_1) + f(y_2) + \cdots + f(y_m) = mf(0) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{v^n}{n!} \left[\frac{d^{n-1} \{ f'(t) (\varepsilon_1^n + \varepsilon_2^n + \cdots) [F_1(t,v)]^n \}}{dt^{n-1}} \right]_0,$$

où

$$F_1(t,v) = \left[\psi_1(t) + v^m \psi_2(t) + \cdots \right]^{\frac{1}{m}}.$$

Mais on a

$$\varepsilon_1^n + \varepsilon_2^n + \varepsilon_3^n + \cdots + \varepsilon_m^n = 0,$$

quand le nombre n n'est pas divisible par m, et

$$\varepsilon_1^n + \varepsilon_2^n + \varepsilon_3^n + \cdots + \varepsilon_m^n = \frac{n}{i},$$

quand $n = m.i$, i représentant un nombre entier.

Digitized by Google

Donc

$$f(y_1)+f(y_2)+\cdots+f(y_m)=mf(0)+\sum_{i=1}^{\infty}\frac{v^{mi}}{i(mi-1)!}\left[\frac{d^{mi-1}\{f'(t)[\psi_1(t)+v^m\psi_2(t)+\cdots]^i\}}{dt^{mi-1}}\right]_0,$$

ou, par conséquent,

$$f(y_1)+f(y_2)+\cdots+f(y_m)=mf(0)+\sum_{i=1}^{\infty}\frac{x^i}{i(mi-1)!}\left[\frac{d^{mi-1}\{f'(t)[\psi_1(t)+x\psi_2(t)+\cdots]^i\}}{dt^{mi-1}}\right]_0.$$

Cette formule s'accorde avec une donnée par M. Rouché dans l'important mémoire sur la série de Lagrange qu'il a publié dans le *Journal de l'École polytechnique de Paris* (cahier XXXIX, p. 223).

10. — On peut déduire facilement de la formule qu'on vient d'obtenir un développement ordonné suivant les puissances entières et positives de x.

En effet, en développant la puissance i du polynôme qui y entre, on peut écrire son terme général de la manière suivante :

$$\frac{x^i}{i(mi-1)!}\left[\frac{d^{mi-1}}{dt^{mi-1}}\Sigma\left\{\frac{i![\psi_1(t)]^\alpha[\psi_2(t)]^\beta\cdots f'(t)}{\alpha!\,\beta!\,\gamma!\cdots}x^{\beta+2\gamma+\cdots}\right\}\right]_0,$$

où la somme Σ se rapporte à toutes les solutions entières et positives de l'équation

$$\alpha+\beta+\gamma+\cdots=i;$$

ou

$$\frac{(i-1)!}{(mi-1)!}\left[\frac{d^{mi-1}}{dt^{mi-1}}\Sigma\frac{[\psi_1(t)]^\alpha[\psi_2(t)]^\beta\cdots f'(t)}{\alpha!\,\beta!\,\gamma!\cdots}x^{\alpha+2\beta+3\gamma+\cdots}\right]_0.$$

Donc on a la formule demandée

$$f(y_1)+f(y_2)+\cdots+f(y_m)=mf(0)+\sum_{n=1}^{\infty}x^n\Sigma'\frac{(i-1)!}{(mi-1)!}\left[\frac{1}{\alpha!\,\beta!\,\gamma!\cdots}\cdot\frac{d^{mi-1}\{f'(t)[\psi_1(t)]^\alpha[\psi_2(t)]^\beta\cdots\}}{dt^{mi-1}}\right]_0,$$

où la somme Σ' se rapporte à toutes les solutions entières et positives de l'équation

$$\alpha+2\beta+3\gamma+\cdots+n\lambda=n,$$

et où

$$i=\alpha+\beta+\gamma+\cdots+\lambda.$$

Digitized by Google

11. — L'analyse employée dans le n° 7 n'est pas applicable quand $A_0^{(1)} = 0$. Mais on peut la généraliser et l'étendre au cas où l'équation proposée a la forme suivante :

$$\begin{aligned} &A_m y^m + A_{m+1} y^{m+1} + A_{m+2} y^{m+2} + \cdots \\ &+ x^k (A_0^{(k)} + A_1^{(k)} y + A_2^{(k)} y^2 + \cdots) \\ &+ x^{k+1} (A_0^{(k+1)} + A_1^{(k+1)} y + A_2^{(k+1)} y^2 + \cdots) \\ &+ \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots = 0, \end{aligned}$$

$A_0^{(k)}$ étant une quantité différente de zéro.

Dans ce cas, on a

$$y = x^{\frac{k}{m}} \left[\psi_1(y) + x\psi_2(y) + x^2\psi_3(y) + \cdots\right]^{\frac{1}{m}},$$

où

$$\psi_1(y) = \frac{A_0^{(k)} + A_1^{(k)} y + A_2^{(k)} y^2 + \cdots}{A_m + A_{m+1} y + A_{m+2} y^2 + \cdots},$$

$$\psi_2(y) = \frac{A_0^{(k+1)} + A_1^{(k+1)} y + A_2^{(k+1)} y^2 + \cdots}{A_m + A_{m+1} y + A_{m+2} y^2 + \cdots},$$

$$\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots$$

ou, en posant $x^{\frac{1}{m}} = \varepsilon_m v$,

$$y = \varepsilon_m^k v^k \left[\psi_1(y) + v^m \psi_2(y) + \cdots\right]^{\frac{1}{m}}.$$

On peut donc appliquer la formule de Lagrange en y posant

$$t = 0, \qquad F(y, v) = \varepsilon_m^k v^{k-1} \left[\psi_1(y) + v^m \psi_2(y) + v^{2m} \psi_3(y) + \cdots\right]^{\frac{1}{m}},$$

quand on a, pour toutes les valeurs de v représentées par les points d'une aire B et pour toutes les valeurs de y représentées par ceux d'une aire B,

$$\begin{gathered} |A_1^{(k)} y + A_2^{(k)} y^2 + \cdots + v^m [A_0^{(k+1)} + A_1^{(k+1)} y + \cdots] + \cdots| > 0, \\ |A_m + A_{m+1} y + A_{m+2} y^2 + \cdots| > 0, \end{gathered}$$

et, pour toutes les valeurs de z représentées par un point du contour de B,

$$\frac{|v|^{k-1} |\psi_1(y) + v^m \psi_2(y) + \cdots|^{\frac{1}{m}}}{|y|} < 1.$$

Digitized by Google

De ces inégalités, on peut déduire, comme dans le cas considéré dans le n° 7, des autres plus simples, et du développement de $f(y)$, que donne la formule de Lagrange, on peut déduire un autre ordonné suivant les puissances de v.

II

Sur quelques développements particuliers qui résultent des formules (3) et (5).

12. — Nous allons maintenant déduire des formules (3) et (5) quelques développements particuliers.

Considérons premièrement la fonction u définie par les équations

$$u = f(z), \qquad z = t + \{x\varphi(z) + x^2[\varphi(z)]^2 + x^3[\varphi(z)]^3 + \cdots\}\psi(z) = t + \frac{x\varphi(z)\psi(z)}{1 - x\varphi(z)},$$

où $|x| < 1$ et $|\varphi(z)| < 1$.

En appliquant la formule (5), on trouve

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \Sigma' \frac{n!}{\alpha!\,\beta!\,\ldots\,\lambda!} \cdot \frac{d^{b-1}\{f'(t)[\varphi(t)]^n[\psi(t)]^b\}}{dt^{b-1}},$$

où la somme Σ' se rapporte à toutes les solutions entières et positives de l'équation

$$\alpha + 2\beta + 3\gamma + \cdots + n\lambda = n,$$

et où

$$b = \alpha + \beta + \gamma + \cdots + \lambda;$$

ou

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \sum_{b=1}^{n} A_b \frac{d^{b-1}\{f'(t)[\varphi(t)]^n[\psi(t)]^b\}}{dt^{b-1}}, \quad \ldots\ldots \quad (14)$$

où A_b représente la somme de toutes les valeurs que prend l'expression

$$\frac{n!}{\alpha!\,\beta!\,\gamma!\,\ldots\,\lambda!}$$

Digitized by Google

quand on remplace $\alpha, \beta, \ldots, \lambda$ par les racines entières, positives et nulles, des équations

$$\alpha + 2\beta + 3\gamma + \cdots + n\lambda = n, \qquad \alpha + \beta + \cdots + \lambda = b.$$

En employant maintenant l'identité connue, dont nous donnerons bientôt une démonstration,

$$A_b = \frac{(n-1)!}{(b-1)!}\binom{n}{b},$$

où

$$\binom{n}{b} = \frac{n(n-1)\ldots(n-b+1)}{1.2\ldots b},$$

on trouve enfin

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty}\frac{x^n}{n}\sum_{b=1}^{n}\frac{1}{(b-1)!}\binom{n}{b}\frac{d^{b-1}\{f'(t)[\varphi(t)]^n[\psi(t)]^b\}}{dt^{b-1}} \quad \ldots\ldots (15)$$

Nous allons déduire quelques conséquences de cette formule.

1° Soit

$$\varphi(z) = 1, \qquad \psi(z) = z^2 - 1, \qquad f(z) = \frac{1}{2}\log\frac{1-z}{1+z}.$$

On trouve alors le développement

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty}\frac{x^n}{n}\sum_{b=1}^{n}\frac{1}{(b-1)!}\binom{n}{b}\frac{d^{b-1}(t^2-1)^{b-1}}{dt^{b-1}},$$

que, en employant la formule de Jacobi,

$$X_{b-1}(t) = \frac{1}{(b-1)\,2^{b-1}}\cdot\frac{d^{b-1}(t^2-1)^{b-1}}{dt^{b-1}},$$

où $X_{b-1}(t)$ représente le *polynôme de Legendre* du degré $b-1$, on peut réduire à la forme suivante :

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty}\frac{x^n}{n}\sum_{b=1}^{n}\binom{n}{b}2^{b-1}X_{b-1}(t).$$

Dans le cas particulier où $t=0$, on a $X_0(t)=1$, $X_{b-1}(t)=0$, quand b est un nombre *pair*, et

$$X_{b-1}(t) = (-1)^{\frac{b-1}{2}}\cdot\frac{1.3.5\ldots(b-2)}{2.4.6\ldots(b-1)},$$

Digitized by Google

quand b est un nombre *impair*. En posant alors

$$b = 2m - 1, \qquad \frac{n+1}{2} = m_1,$$

on trouve

$$f(z) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n} \left\{ 1 + \sum_{m=2}^{m_1} (-1)^{m-1} \binom{n}{2m-1} \frac{1.3.5 \ldots (2m-3)}{(m-1)!} 2^{m-1} \right\}.$$

Il est facile de voir que, dans le cas que nous considérons à présent, on a

$$f(z) = \frac{1}{2} \log \frac{3x - 1 + \sqrt{(5+4t)x^2 - 2(1+2t)x + 1}}{x + 1 - \sqrt{(5+4t)x^2 - 2(1+2t)x + 1}},$$

et, quand $t = 0$,

$$f(z) = \frac{1}{2} \log \frac{3x - 1 + \sqrt{5x^2 - 2x + 1}}{x + 1 - \sqrt{5x^2 - 2x + 1}}.$$

Les formules qu'on vient de trouver donnent donc les développements de ces fonctions en série ordonnée suivant les puissances de x.

2° Supposons maintenant

$$\varphi(z) = 1, \qquad \psi(z) = 1 - z^2, \qquad f(z) = \operatorname{arc\,sin} z.$$

Il vient alors la formule

$$f(z) - f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n} \sum_{b=1}^{n} \frac{1}{(b-1)!} \binom{n}{b} \frac{d^{b-1}(1-t^2)^{b-\frac{1}{2}}}{dt^{b-1}},$$

qui, à cause de l'identité connue

$$\frac{d^{b-1}(1-t^2)^{b-\frac{1}{2}}}{dt^{b-1}} = (-1)^{b-1} \frac{1.3 \ldots (2b-1)}{b} \sin b \operatorname{arc\,cos} t,$$

donne

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n} \sum_{b=1}^{n} (-1)^{b-1} \frac{1.3 \ldots (2b-1)}{b!} \binom{n}{b} \sin b \operatorname{arc\,cos} t.$$

Quand $t = 0$, il vient

$$f(z) = - \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n} \sum_{b=1}^{n} \frac{1.3.5 \ldots (2b-1)}{b!} \binom{n}{b}.$$

Digitized by Google

Les formules précédentes donnent les développements des fonctions

$$\arcsin \frac{1 - x - \sqrt{(5 + 4t)x^2 - 2(1 + 2t)x + 1}}{2x},$$

et

$$\arcsin \frac{1 - x - \sqrt{5x^2 - 2x + 1}}{2x}$$

en série ordonnée suivant les puissances de x.

3° Soit maintenant

$$\varphi(z) = 1, \qquad \psi(z) = e^z, \qquad f(z) = z.$$

Il vient alors, en appliquant la formule (3) à la fonction z définie par l'équation

$$z = t + x(e^z + z - t),$$

le développement suivant :

$$z = t + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \left[\frac{d^{n-1}(e^z + z - t)^n}{dz^{n-1}} \right]_{z=t}.$$

Mais on a

$$(e^z + z - t)^n = \sum_{b=0}^{n} \binom{n}{b} (z - t)^{n-b} e^{bz} = \sum_{b=0}^{n} \binom{n}{b} (z - t)^{n-b} e^{bt} e^{b(z-t)},$$

et, par conséquent, en développant le second membre de cette identité suivant les puissances de $z - t$,

$$(e^z + z - t)^n = \sum_{b=0}^{n} \binom{n}{b} e^{bt} (z - t)^{n-b} \left\{ 1 + b(z - t) + \frac{b^2(z - t)^2}{2!} + \frac{b^3(z - t)^3}{3!} + \dots \right\}.$$

Donc

$$\left(\frac{d^{n-1}(e^z + z - t)^n}{dz^{n-1}} \right)_t = \sum_{b=1}^{n} \binom{n}{b} \frac{(n-1)!}{(b-1)!} b^{b-1} e^{bt},$$

et, par conséquent,

$$z = t + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n} \sum_{b=1}^{n} \binom{n}{b} \frac{1}{(b-1)!} b^{b-1} e^{bt}.$$

Digitized by Google

Mais, d'un autre côté, la formule (14) donne

$$z = t + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \sum_{b=1}^{n} A_{n,b} e^{b-1} e^{bt}.$$

En comparant ces deux résultats, on trouve la relation que nous avons employée antérieurement

$$A_{n,b} = \frac{(n-1)!}{(b-1)!} \binom{n}{b}.$$

4° Soit enfin

$$\varphi(z) = z, \qquad \psi(z) = 1, \qquad f(z) = z.$$

Il vient alors

$$z = t + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n} \sum_{b=1}^{n} \binom{n}{b-1} \binom{n}{b} t^{n-b+1}.$$

Cette formule donne le développement de la racine de l'équation du deuxième degré

$$xz^2 + (x - tx - 1)z + t = 0,$$

qui se réduit à t quand $x = 0$.

13. — Considérons maintenant la fonction u définie par les équations

$$u = f(z), \qquad z = t + \left\{ x\varphi(z) + \frac{1}{2!} x^2 [\varphi(z)]^2 + \frac{1}{3!} x^3 [\varphi(z)]^3 + \cdots \right\} \psi(z) = t + (e^{x\varphi(z)} - 1)\psi(z).$$

La formule (5) donne alors

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} x^n \sum' \frac{1}{\alpha!\,\beta!\,\ldots\,\lambda!\,(2!)^{\beta}\,(3!)^{\gamma}\,\ldots\,(n!)^{\lambda}} \frac{d^{b-1}\{f'(t)\,[\varphi(t)]^n\,[\psi(t)]^b\}}{dt^{b-1}},$$

où Σ' se rapporte aux solutions entières et positives de l'équation

$$\alpha + 2\beta + 3\gamma + \cdots + n\lambda = n,$$

et où

$$b = \alpha + \beta + \cdots + \lambda;$$

Digitized by Google

ou, par conséquent,

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \sum_{b=1}^{n} S_b \frac{d^{b-1}\{f'(t)[\varphi(t)]^n[\psi(t)]^b\}}{dt^{b-1}},$$

où S_b représente la somme des valeurs que prend l'expression

$$\frac{n!}{\alpha!\,\beta!\,\ldots\,\lambda!\,(2!)^{\beta}(3!)^{\gamma}\ldots(n!)^{\lambda}}$$

quand $\alpha, \beta, \ldots, \lambda$ sont remplacées par les racines entières, positives et nulles, des équations

$$\alpha + 2\beta + 3\gamma + \cdots + n\lambda = n, \qquad \alpha + \beta + \gamma + \cdots + \lambda = b.$$

Mais, en appliquant à la fonction $(e^z - 1)^b$ une formule connue qui donne les dérivés des fonctions de fonction, on trouve

$$S_b = \frac{1}{b!}\left[\frac{d^n(e^z-1)^b}{dx^n}\right]_0,$$

et, par conséquent,

$$S_b = \frac{1}{b!}\left[b^n - b(b-1)^n + \binom{b}{2}(b-2)^n - \cdots \pm \binom{b}{b-1}1^n\right],$$

ou, en employant la notation des différences finies,

$$S_b = \frac{1}{b!}\Delta^b 0^n.$$

On a donc

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \sum_{b=1}^{n} \frac{\Delta^b 0^n}{b!} \frac{d^{b-1}\{f'(t)[\varphi(t)]^n[\psi(t)]^b\}}{dt^{b-1}} \quad \ldots\ldots (16)$$

Nous allons considérer quelques conséquences de cette formule.

1° Soit

$$f(z) = z, \qquad \varphi(z) = z, \qquad \psi(z) = 1.$$

Il vient alors

$$z = t + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \sum_{b=1}^{n} \frac{\Delta^b 0^n}{b} \binom{n}{b-1} t^{n-b+1}.$$

Digitized by Google

Cette formule donne le développement en série ordonnée suivant les puissances de x de la fonction z, définie par l'équation

$$z = t + (e^{xz} - 1),$$

qui prend la valeur t quand $x = 0$.

2° Soit maintenant

$$f(z) = \frac{1}{2}\log\frac{1-z}{1+z}, \qquad \varphi(z) = 1, \qquad \psi(z) = z^2 - 1.$$

On trouve alors

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty}\frac{x^n}{n!}\sum_{b=1}^{n}\frac{\Delta^b 0^n}{b!}\frac{d^{b-1}(t^2-1)^{b-1}}{dt^{b-1}},$$

ou, en employant une formule de Jacobi antérieurement écrite,

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty}\frac{x^n}{n!}\sum_{b=1}^{n}\frac{\Delta^b 0^n}{b}2^{b-1}X_{b-1}(t).$$

Quand $t = 0$, cette formule donne, en posant $b = 2m - 1$, $\frac{n+1}{2} = m_1$,

$$f(z) = \sum_{n=1}^{\infty}\frac{x^n}{n!}\left[1 + \sum_{m=1}^{m_1}(-1)^{m-1}\binom{m}{2m-1}\frac{1.3\ldots(2m-3)}{(m-1)!}\cdot\frac{\Delta^b 0^m}{b}\right].$$

Comme les équations

$$f(z) = \frac{1}{2}\log\frac{1-z}{1+z}, \qquad z = t + (e^z - 1)(z^2 - 1)$$

donnent

$$f(z) = \frac{1}{2}\log\frac{1}{3}\left\{4(e^z-1) - 2t + 2\sqrt{4(e^z-1)^2 - 4(e^z-1) + 1}\right\},$$

et, quand $t = 0$,

$$f(z) = \frac{1}{2}\log\frac{1}{3}\left\{4(e^z-1) + 2\sqrt{4(e^z-1)^2 + 1}\right\},$$

les formules antérieures donnent les développements de ces fonctions en série ordonnée suivant les puissances de x.

Digitized by Google

3° Soit encore

$$f(z) = \arcsin z, \qquad \varphi(z) = 1, \qquad \psi(z) = 1 - z^2.$$

On trouve alors

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \sum_{b=1}^{n} \frac{\Delta^b 0^n}{b!} \frac{d^{b-1}(1-t^2)^{b-\frac{1}{2}}}{dt^{b-1}},$$

et, par conséquent, en employant une formule antérieurement écrite,

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \sum_{b=1}^{n} (-1)^{b-1} \frac{1.3 \ldots (2b-1)}{b} \cdot \frac{\Delta^b 0^n}{b!} \sin b \arccos t.$$

Quand $t = 0$, on a

$$f(z) = -\sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \sum_{b=1}^{n} \frac{1.3 \ldots (2b-1)}{b} \cdot \frac{\Delta^b 0^n}{b!}.$$

Ces séries donnent les développements en série ordonnée suivant les puissances de x des fonctions

$$\arcsin \frac{t - \sqrt{4(e^x-1)^2 - 4(e^x-1)t + 1}}{2(e^x-1)},$$

$$\arcsin \frac{1 - \sqrt{4(e^x-1)^2 + 1}}{2(e^x-1)}.$$

14. — On peut supposer que dans les formules (3) et (5), t est une quantité variable, et elles donnent alors des développements en série d'une fonction déterminée de t. On a déjà trouvé quelques développements à double entrée où entrent les polynômes de Legendre et les polynômes $\sin b$ (arc cos t); et nous allons maintenant en considérer encore deux autres, à simples entrées, où figurent les mêmes polynômes.

Appliquons, pour cela, la formule de Lagrange aux équations

$$u = \frac{1}{2} \log \frac{1-z}{1+z}, \qquad z = t + x\psi(z), \qquad \psi(z) = z^2 - 1.$$

Digitized by Google

Il vient

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n!} \frac{d^{n-1}(t^2-1)^{n-1}}{dt^{n-1}},$$

et, par conséquent,

$$f(z) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n} 2^{n-1} X_{n-1}(t).$$

Mais, d'un autre côté, les équations considérées donnent

$$\log \frac{1-z}{1+z} - \log \frac{1-t}{1+t} = \log \frac{x - t + \sqrt{4x^2 - 4xt + 1}}{1-t}.$$

Donc

$$\log \frac{x - t + \sqrt{4x^2 - 4xt + 1}}{1-t} = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{x^n}{n} 2^{n-1} X_{n-1}(t).$$

En appliquant la formule de Lagrange aux équations

$$u = \arcsin z, \qquad z = t + x\psi(z), \qquad \psi(z) = 1 - z^2,$$

on trouve de la même manière

$$\arcsin \frac{2x - 1 - \sqrt{4x^2 - 4xt + 1}}{2x} = \arcsin t + \sum_{n=1}^{\infty} (-1)^{n-1} \frac{x^n}{n!} \cdot \frac{1.3 \ldots (2n-1)}{n} \sin n \arccos t.$$

III

Sur le calcul des coefficients des formules (3) et (5).

15. — Nous allons maintenant indiquer quelques formules qui se rapportent au calcul des coefficients des séries (3) et (5).

Soit

$$u = f(z), \qquad z = t + x\varphi(z).$$

On trouve, au moyen d'une formule connue,

$$\frac{d^n u}{dx^n} = \sum \frac{n! f^{(s)}(z) (z')^{\alpha} (z'')^{\beta} \ldots (z^{(n)})^{\lambda}}{\alpha! \beta! \ldots \lambda! (2!)^{\beta} (3!)^{\gamma} \ldots (n!)^{\lambda}},$$

Digitized by Google

où la somme Σ se rapporte à toutes les solutions entières et positives de l'équation

$$\alpha + 2\beta + 3\gamma + \cdots + n\lambda = n,$$

et où

$$b = \alpha + \beta + \gamma + \cdots + \lambda.$$

Mais la formule de Lagrange donne, étant appliquée directement à la fonction z définie par la deuxième des équations antérieures,

$$\left(\frac{d^n z}{dx^n}\right)_0 = \frac{d^{n-1}[\varphi(t)]^n}{dt^{n-1}}.$$

Donc on a

$$\frac{1}{n!}\left(\frac{d^n u}{dx^n}\right)_0 = \sum \frac{f^{(b)}(t)}{\alpha!\,\beta!\,\ldots\,\lambda!}[\varphi_1(t)]^\alpha \left[\frac{1}{2!}\frac{d[\varphi(t)]^2}{dt}\right]^\beta \cdots \left[\frac{1}{n!}\frac{d^{n-1}[\varphi(t)]^n}{dt^{n-1}}\right]^\lambda.$$

Cette formule donne le coefficient de x^n dans le développement de $f(z)$. En la comparant à l'expression du même coefficient donnée par la formule de Lagrange, on trouve la formule

$$\frac{d^{n-1}\{f'(t)[\varphi(t)]^n\}}{dt^{n-1}} = \sum \frac{n!\,f^{(b)}(t)}{\alpha!\,\beta!\,\ldots\,\lambda!}[\varphi(t)]^\alpha \left[\frac{1}{2!}\frac{d[\varphi(t)]^2}{dt}\right]^\beta \cdots \left[\frac{1}{n!}\frac{d^{n-1}[\varphi(t)]^n}{dt^{n-1}}\right]^\lambda,$$

qui peut être employée dans le calcul des coefficients de celle-là.

16. — Le résultat qu'on vient d'obtenir peut être encore généralisé, comme on va voir.

Soient

$$u = f(z_1, z_2, z_3, \ldots), \qquad z_1 = t_1 + x\varphi_1(z_1), \qquad z_2 = t_2 + x\varphi_2(z_2), \qquad z_3 = t_3 + x\varphi_3(z_3), \ldots$$

des équations données, dont la première détermine u et les autres $z_1, z_2, z_3, \ldots$

On trouve, en employant une formule que nous avons publiée dans le *Giornale di Matematiche* de Battaglini (t. XVIII),

$$\frac{1}{n!}\frac{d^n u}{dx^n} = \sum A \frac{\partial^m f}{\partial z_1^a \partial z_2^b \ldots}(z_1')^\alpha \left(\frac{z_1''}{2!}\right)^\beta \cdots \left(\frac{z_1^{(\lambda+1)}}{n!}\right)^\lambda \times (z_2')^{\alpha'} \left(\frac{z_2''}{2!}\right)^{\beta'} \cdots \left(\frac{z_2^{(\lambda'+1)}}{n!}\right)^{\lambda'} \times \ldots\ldots\ldots,$$

$$A = \frac{1}{\alpha!\,\beta!\ldots\lambda!\,\alpha'!\,\beta'!\ldots\lambda'!\,\alpha''!\,\beta''!\ldots\lambda''!\ldots},$$

Digitized by Google

où la somme Σ se rapporte à toutes les solutions entières et positives ou nulles de l'équation

$$\alpha + 2\beta + 3\gamma + \cdots + n\lambda + \alpha' + 2\beta' + 3\gamma' + \cdots + n\lambda' + \cdots = n,$$

et où

$$a = \alpha + \beta + \cdots + \lambda, \qquad b = \alpha' + \beta' + \cdots + \lambda', \ldots,$$

et

$$m = a + b + c + \cdots$$

Mais en comparant les développements de $z_1, z_2, z_3, \ldots$ donnés par la formule de Lagrange, quand on l'applique aux équations précédentes, avec ceux que donne celle de Maclaurin, on trouve

$$(z_1')_0 = \varphi_1(t_1), \qquad (z_1'')_0 = \frac{d\varphi_1[(t_1)]^2}{dt_1}, \ldots, \qquad (z_1^{(n)})_0 = \frac{d^{n-1}[\varphi(t_1)]^n}{dt_1^{n-1}},$$

$$(z_2')_0 = \varphi_2(t_2), \qquad (z_2'')_0 = \frac{d[\varphi_2(t_2)]}{dt}, \ldots, \qquad (z_2^{(n)})_0 = \frac{d^{n-1}[\varphi_2(t_2)]^n}{dt_2^{n-1}}$$

. . . . . .

Donc

$$\frac{1}{n!}\left(\frac{d^n u}{dx^n}\right)_0 = \sum A \frac{\partial^m f(t_1, t_2, t_3, \ldots)}{\partial t_1^a \partial t_2^b \partial t_3^c \ldots}$$

$$\times [\varphi_1(t_1)]^\alpha \left[\frac{1}{2!}\frac{d[\varphi_1(t_1)]^2}{dt_1}\right]^\beta \cdots \left[\frac{1}{n!}\frac{d^{n-1}[\varphi_1(t_1)]^n}{dt_1^{n-1}}\right]^\lambda$$

$$\times [\varphi_2(t_2)]^{\alpha'} \left[\frac{1}{2!}\frac{d[\varphi_2(t_2)]^2}{dt_2}\right]^{\beta'} \cdots \left[\frac{1}{n!}\frac{d^{n-1}[\varphi_2(t_2)]^n}{dt_2^{n-1}}\right]^{\lambda'}$$

$$\times \ldots \ldots \ldots \ldots \ldots \ldots$$

Nous avons ainsi une formule qui donne le coefficient de x^n dans le développement de la fonction u, définie par les équations antérieurement écrites, en série ordonnée suivant les puissances de cette variable.

On peut aussi calculer, au moyen de cette formule, le coefficient de x^n dans le développement de la fonction $f(z_1, z_2, z_3, \ldots)$ des racines de l'équation

$$(z - t_1)(z - t_2) \ldots (z - t_n) = x\varphi(z),$$

Digitized by Google

qui se réduisent à t_1, t_2, t_3, ... quand $x = 0$. Il suffit qu'on l'applique aux équations

$$z - t_1 = x\frac{\varphi(z)}{(z-t_2)(z-t_3)\dots} = x\varphi_1(z),$$

$$z - t_2 = x\frac{\varphi(z)}{(z-t_1)(z-t_3)\dots} = x\varphi_2(z),$$

. . . . . .

17. — Dans un intéressant article publié dans les *Nouvelles Annales de mathématiques* (3e sér., t. III, 1885), M. Cesàro a représenté les coefficients de la série (5) au moyen d'un algorithme qu'il a étudié dans divers travaux et auquel il a donné le nom d'*algorithme isobarique*. Nous allons obtenir le résultat auquel il est arrivé au moyen d'une analyse différente de celle qui a été employée par cet illustre géomètre.

Remarquons d'abord que M. Cesàro a donné le nom d'*algorithme isobarique* de la fonction $f(z)$ à la somme des produits qui résultent de

$$f(r_1)\,f(r_2)\,f(r_3)\dots f(r_s),$$

en y donnant à $r_1, r_2, r_3, \dots, r_s$ toutes les valeurs entières et positives qui satisfont à l'équation

$$r_1 + r_2 + r_3 + \dots + r_s = \eta,$$

η étant un nombre entier donné, et qu'il représente cette somme par la notation

$$\overset{s}{\underset{\eta}{\mathrm{S}}}[f(r)].$$

Cela posé, considérons la série (3) :

$$f(z) = f(t) + \sum_{b=1}^{\infty}\frac{1}{b!}\frac{d^{b-1}\{f'(t)[x\varphi_1(t) + x^2\varphi_2(t) + x^3\varphi_3(t) + \dots]^b\}}{dt^{b-1}}$$

et développons la puissance du degré b du polynôme qui y entre de la manière suivante :

Multiplions l'un par l'autre deux facteurs égaux à

$$x\varphi_1(t) + x^2\varphi_2(t) + x^3\varphi_3(t) + \dots, \quad . . . . . \quad (A)$$

le résultat par un troisième, etc., sans faire la réduction des termes

Digitized by Google

semblables. On voit ainsi, par induction, que le coefficient de x^n dans le développement de la puissance du degré b de ce polynôme est égal à la somme des produits qui résultent de

$$\varphi_{h_1}(t)\,\varphi_{h_2}(t)\cdots\varphi_{h_b}(t)$$

en y donnant aux quantités $h_1, h_2, \ldots, h_b$, les valeurs entières et positives qui satisfont à l'équation

$$h_1 + h_2 + \ldots + h_b = n.$$

On peut donc écrire

$$[x\varphi_1(t) + x^2\varphi_2(t) + x^3\varphi_3(t) + \ldots]^b = \Sigma \overset{b}{\underset{n}{\mathrm{S}}}[\varphi_r(t)]x^n.$$

Pour démontrer cette formule, qu'on vient d'obtenir par induction, nous la supposerons vraie pour la valeur b, et nous allons démontrer qu'alors elle subsiste pour la valeur $b+1$.

Multiplions, pour cela, ses deux membres par le facteur (A). On trouve

$$[x\varphi_1(t) + x^2\varphi_2(t) + x^3\varphi_3(t) + \cdots]^b = \Sigma x^n \left\{\varphi_1(t) \overset{b}{\underset{n-1}{\mathrm{S}}}[\varphi_r(t)] + \varphi_2(t) \overset{b}{\underset{n-2}{\mathrm{S}}}[\varphi_r(t)] + \cdots\right\}.$$

Mais de la définition de l'algorithme isobarique il résulte l'identité

$$\varphi_1(t) \overset{b}{\underset{n-1}{\mathrm{S}}}[\varphi_r(t)] + \varphi_2(t) \overset{b}{\underset{n-2}{\mathrm{S}}}[\varphi_r(t)] + \cdots = \overset{b+1}{\underset{n}{\mathrm{S}}}[\varphi_r(t)].$$

Donc on a

$$[x\varphi_1(t) + x^2\varphi_2(t) + \cdots]^{b+1} = \Sigma \overset{b+1}{\underset{n}{\mathrm{S}}}[\varphi_r(t)]x^n.$$

Au moyen de l'identité qu'on vient de démontrer, on peut réduire la série considérée à la forme

$$f(x) = f(t) + \sum_{n=1}^{\infty} x^n \sum_{b=1}^{n} \frac{1}{b!} \cdot \frac{d^{b-1}\left\{f'(t) \overset{b}{\underset{n}{\mathrm{S}}}[\varphi_r(t)]\right\}}{dt^{b-1}}.$$

C'est le résultat qu'on voulait obtenir.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

25,562

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

CLASSE DES SCIENCES

MÉMOIRES

COLLECTION IN-4°.

DEUXIÈME SÉRIE. — TOME I.

FASCICULE III.

HARTMANN (Max). — **Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden** (128 pages et 4 planches).

BRUXELLES
HAYEZ, IMPRIMEUR DES ACADÉMIES

1906

Digitized by Google

Digitized by Google

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DEN

GENERATIONSWECHSEL DER DICYEMIDEN

VON

Dr phil. Max HARTMANN

PRIVATDOZENT IN BERLIN.

MOTTO : « So eine Arbeit wird eigentlich nie fertig, man muss sie für fertig erklären, wenn man nach Zeit und Umständen das möglichste gethan hat. »

(GŒTHE, *Italientsche Reise.* — Caserta, den 16. März 1787.)

Bekrönt durch die *Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique,* den 15. Dezember 1905.

Digitized by Google

Digitized by Google

EINLEITUNG

Durch die grundlegenden, wichtigen Untersuchungen *Ed. van Beneden*'s (1876) über den Bau und die Entwicklung der Dicyemiden haben dieselben eine hervorragende Bedeutung gewonnen. Infolge ihres merkwürdig einfachen Baues hatte ihnen *Ed. van Beneden* als Mesozoen eine Zwischenstellung zwischen Protozoen und Metazoen eingeräumt. Spätere Untersucher (*Whitman, Keppen*) haben ihren einfachen Bau als durch die parasitische Lebensweise veranlasste Rückbildung zu erklären gesucht und sie je nachdem als Anhang bei niederen Würmern oder Coelenteraten im System eingereiht. Wie so häufig bei phylogenetischen Betrachtungen konnte auch in diesem Falle keine Einigung erzielt werden.

Durch die Untersuchungen *Ed. van Beneden*'s und seiner Nachfolger waren zugleich sehr eigenartige Fortpflanzungserscheinungen bei diesen Tieren bekannt geworden; doch hatte man über die Natur der Fortpflanzung bei den einzelnen Formen, die als nematogene und rhombogene Individuen, als Infusorigene und infusorienförmige Embryonen beschrieben worden waren, noch keine genügende Kenntnis gewonnen. Daher konnten die einzelnen Formen nicht richtig aufgefasst und zu einem Zeugungskreis geschlossen werden, auch nicht nach dem Nachweis der infusorienförmigen Embryonen als Männchen (*Keppen*, 1892). Dazu war ein genaueres, auch die feineren cytologischen Verhältnisse berücksichtigendes Studium der Fortpflanzungsvorgänge nötig. Vor allem musste der Ort der Befruchtung

Digitized by Google

aufgefunden werden. In Anbetracht der niederen Organisation der Tiere liess sich event. erwarten, dass aus der richtigen Erkenntnis ihrer Fortpflanzungs- und Geschlechtsverhältnisse auch ein näherer Aufschluss über ihre systemaschen Beziehungen gewonnen werden konnte, ähnlich, wie ja bei Protozoen und niederen Pflanzen die Verwandtschaftsbeziehungen bei der Fortpflanzung sich erkennen lassen.

Die Fortpflanzungsverhältnisse der Dicyemiden beanspruchten noch insofern ein hohes Interesse, als sich bei ihnen der einzig sichere Fall einer sog. ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Einzelzellen (Sporen, Agameten) bei vielzelligen Organismen erwarten liess, die Fortpflanzungsweise, die nach *R. Hertwig* (1902) als die ursprünglichste anzusehen ist. Sollte die Richtigkeit dieser Vermutung festgestellt werden, so musste auch hiezu vor allem der Ort der Befruchtung gefunden und das Vorkommen von Reifeerscheinungen erwiesen werden. Denn nur dadurch konnte sich zeigen, ob es sich bei der sog. ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Einzelzellen wirklich um Agamogonie (*Hartmann*, 1904) oder um Parthenogenesis handelte, und erst dann konnte die richtige Auffassung der einzelnen Formen und ihre Verbindung zu einem Zeugungskreis geschehen.

Das waren die leitenden Gesichtspunkte, mit denen ich im Frühjahre 1901 in Villafranca meine Studien an Dicyemiden begann. Die Auffassung des Zeugungskreises der Dicyemiden, zu der mich dieselben geführt haben, habe ich schon im Zusammenhang mit einer Neubenennung der Fortpflanzungsweisen der Organismen kurz mitgeteilt (*Hartmann*, 1904). Das genauere Resultat meiner Untersuchungen und die sich daran knüpfenden Folgerungen bringt folgende Abhandlung.

Digitized by Google

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DEN

GENERATIONSWECHSEL DER DICYEMIDEN

MATERIAL UND UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Zur Gewinnung des Materials war ein mehrmaliger Aufenthalt am Mittelmeer nötig. Ich war zweimal in Villafranca (Frühjahr 1901 und 1903), einmal in Rovigno und Triest (Herbst 1902) und einmal in Neapel (Winter 1904/1905). Ein wiederholter Aufenthalt war deshalb geboten, weil durch die Untersuchung konservierter und gefärbter Präparate Fragen angeregt wurden, die am lebenden Material geprüft werden mussten. In den zoologischen Stationen der genannten Orte erhielt ich stets frische Cephalopoden, die Wirte der Dicyemiden. Einmal liess ich mir auch, im Frühjahr 1902, lebende Eledonen aus Triest nach Giessen schicken, die ich einige Zeit hier im Seewasseraquarium lebend erhalten konnte. Ausserdem sandte mir Herr College *Steuer* aus Triest konserviertes Material. Ihm, sowie den Leitern und Beamten der vier zoologischen Stationen spreche ich hiermit meinen besten Dank aus für die rege Unterstützung, die mir gewährt wurde.

Da fast jedes Exemplar gewisser Arten inficiert ist, konnte man sich Material in beliebiger Menge verschaffen. Bei Octopus vulgaris, Eledone

Digitized by Google

moschata und Sepia officinalis fanden sich alle Exemplare inficiert, die die Grösse von ungefähr 1 $^1/_2$-2 cm. erreicht hatten. Unter den vielen, von mir untersuchten Sepien fand sich nur ein Exemplar, das keine Dicyemiden beherbergte. Bei dem pelagisch lebenden Loligo wurden bisher überhaupt noch keine Dicyemiden gefunden, während Sepiola rondoletti, ein gleichfalls pelagisches Tier, selten inficiert ist. Für meine Zwecke erwiesen sich die beiden Arten aus der Sepianiere (Bestimmung nach *Whitman*, 1882) als die günstigsten Objekte.

Bekanntlich bewohnen die Dicyemiden die Niere verschiedener Cephalopoden. Sie sitzen dort mit ihren Kopfzellen zwischen den Epithelzellen der Venenanhänge eingebohrt, während der übrige Körper frei in den Nierensack hängt. Die parasitische Lebensweise mit ihren ganz specifischen Bedingungen vereitelte leider jegliche Zuchtversuche ausserhalb des Wirtes. Die Tiere sterben meist nach kurzer Zeit ab, auch wenn man sie in ihrem natürlichen Medium sofort unter einem mit Vaseline umrandeten Deckglas von der Luft abschliesst. Die verschiedenen Arten und Stadien verhalten sich dabei verschieden; so konnte ich die Arten aus Sepia manchmal 1-1 $^1/_2$ Tage lebend erhalten, während die Parasiten aus Eledone und Octopus meist nur 1-3 Stunden am Leben blieben. Eine Ausnahme hievon machen nur die Männchen, die bekanntlich in Seewasser am Leben bleiben. Daher liess sich leider am lebenden Objekt nur wenig über die Fortpflanzung und Entwicklung ermitteln. Meine Untersuchungen sind daher fast alle am konservierten und gefärbten Material vorgenommen. Die richtige Aneinanderreihung der Entwicklungsstadien der einzelnen Formen macht dabei keine Schwierigkeit. Für den richtigen Zusammenhang der verschiedenen Formen lieferte der Vergleich der Parasitenbefunde aus verschiedengrossen Wirtstieren wertvolle Anhaltspunkte. Zudem konnten in einigen Fällen durch Beobachtungen am lebenden Objekt gewisse Verhältnisse nachträglich bestätigt werden.

Leider erwies sich zum Studium der Fortpflanzungs- und Entwicklungsvorgänge die Schnittmethode als völlig unbrauchbar. Man muss zu andern Methoden greifen. Sehr bequem ist die Herstellung von Totalpräparaten mittels Deckglasaufstriche, was *Schaudinn* für die Protozoenforschung

Digitized by Google

eingeführt hat. Zu diesem Zwecke streicht man etwas Nierenflüssigkite oder ein Stückchen der Venenanhänge leicht über ein Deckglas und lässt es auf die meist etwas erwärmte Fixierungsflüssigkeit fallen. Die Excretflüssigkeit coaguliert hiebei sofort zu einem Häutchen, in dem dann die Dicyemiden nebst abgelösten Epithelzellen eingeschlossen sind. Da man mit dieser Methode sehr rasch fertige Präparate erhält, so ist sie besonders zur ersten Untersuchung äusserst angenehm und man kann sogar vielfach an derartigen Präparaten trotz der Dicke mancher Tiere die feinsten Details studieren. Zu letzterem Zwecke ist aber die Untersuchung isolierter Individuen unumgänglich notwendig. Diese erhält man, indem man die Venenanhänge mit den Dicyemiden in der Konservierungsflüssigkeit ausschüttelt und dann centrifugiert. Ein grosser Uebelstand ist leider das geringe spezifische Gewicht mancher Formen, die selbst nach längerem Centrifugieren nicht zu Boden sinken. Das gilt besonders von den Männchen, die beim Auswaschen häufig verloren gehn. Als sehr vorteilhaft erwies es sich, die Venenanhänge in einem unten mit feinster Müllergaze zugebundenen, offenen Cylinderröhrchen, das man in den Tubus mit der Konservierungsflüssigkeit stellt, auszuschütteln. Man kann dann beim Wechseln der Flüssigkeiten einfach das Röhrchen herausheben und dieselben abfliessen lassen. Auch die Weiterbehandlung und Färbung der so konservierten Tiere lässt sich bequem auf diese Weise vollziehen. Leider gehen aber auch bei diesem Verfahren die sehr kleinen Männchen, die zudem im freien Zustande meist nur in geringer Anzahl in der Nierenflüssigkeit vorhanden sind, leicht verloren.

Als weitaus bestes Fixierungsmittel zeigte sich die Hermann'sche Flüssigkeit (Platinclorid-Osmium-Essigsäure) doch wurde auch Flemming'sche Lösung und Sublimat-Alkohol nach Schaudinn (zwei Teile konzentrierte, wässrige Sublimatlösung und ein Teil absoluter Alkohol) event. mit Zusatz von Essigsäure mit gutem Erfolg benutzt. Alle andern Konservierungsmittel kamen den genannten nicht gleich, ja erwiesen sich meistens als völlig unbrauchbar. Ich glaube, dass ein Vergleich von Material aus Hermann'scher Flüssigkeit und einem Sublimatgemisch genügende Sicherheit für die Richtigkeit der histologischen Bilder gewährt. Zudem

Digitized by Google

konnte ich einen Teil der von mir beobachteten Strukturen auch am lebenden Objekt wahrnehmen. Das gilt besonders vom wabigen Bau von Kern und Protoplasma der Keimzellen etc.

Eine grosse Schwierigkeit für die Erlangung guter Präparate bot die äusserst geringe Färbbarkeit der Dicyemiden. Es hat eines ausserordentlichen Aufwandes an Zeit und Geduld bedurft, um eine brauchbare Färbung zu finden. Nachdem sich nämlich alle gebräuchlichen Stückfärbungen, sei es mit Carmin, Hämatein- oder Teerfarbstoffen, als unzureichend gegenüber den notwendigen starken Vergrösserungen gezeigt hatten, versuchte ich Totalfärbung mit der Heidenhain'schen Eisen-Hämatoxilinmethode trotz der verhältnismässigen Dicke der grösseren Dicyemiden. Das gab brauchbare Präparate, indem wenigstens ein grosser Teil der Tiere sich gut differenzieren liess und scharf gefärbt erschien. Man muss nur verschieden lang differenzieren je nachdem man ältere oder jüngere Tiere untersuchen will, da die ersteren den Farbstoff länger festhalten als die letzteren. Die Färbung lässt sich sowohl für Deckglasaufstriche wie für ausgeschütteltes Material verwenden. Zur Controlle wurden aber stets noch andere Färbemethoden nebenbei angewandt, vor allem Delafield's Hämatoxylin und Paracarmin. Häufig erhielt man auch hiemit, besonders nach Sublimatconservierung, Präparate, die für viele Zwecke genügten. Bei ausgeschütteltem Material wurde die ganze Prozedur des Färbens etc., in den oben erwähnten Glasröhrchen, die unten mit Müllergaze verbunden waren, vorgenommen bis zum absoluten Alkohol, in dem die Tiere dann rascher sinken. Mittels des Senkverfahrens wurden die Objekte dann in Nelkenöl übergeführt. Untersucht wurden sie in Nelken- oder Cedernholzöl, doch auch bei der Anwendung des letzteren wurden die Objekte vorher in Nelkenöl gebracht, um das Gewebe brüchiger zu machen. Zum genaueren Studium der Details der Entwicklungstadien ist es nämlich notwendig, die Tiere unter dem Deckglas zu zertrümmern, wodurch die betreffenden Elemente, die bekanntlich in der Axialzelle liegen, frei werden; man kann sie dann unter dem Deckglas rollen und so von allen Seiten betrachten. Die geeigneten Tiere wurden erst bei mittlerer Vergrösserung ausgesucht und dann mit feinster Pipette oder

Digitized by Google

vorn etwas umgebogener Nadel ausgefischt und einzeln unter das Deckglas gebracht. Die ganze Untersuchungsmethode ist etwas langwierig, besonders da bei dem Zerstossen oft auch die gewünschten Elemente mit zertrümmert werden. Aber sie ist, da die Schnittmethode und die Deckglasaufstriche nicht ausreichen, der einzige Weg, auf dem man zum Ziele gelangen kann.

Zur Untersuchung ist infolge der äusserst kleinen Objekte eine Oelimmersion absolut notwendig. Ich benutzte den Zeiss'schen Apochromat 2 mm. mit den Compensationsocularen 4, 6, 8 und 18. Zum Auffinden der Objekte im Präparat ist ein verschiebbarer Objekttisch mit Nonius unentbehrlich.

Digitized by Google

GESCHICHTE DER DICYEMIDENFORSCHUNG

Die von *Krohn* (1839) entdeckten Dicyemiden wurden zuerst von *Erdl* (1843) und *Kölliker* (1849) genauer untersucht. Von Letzterem stammt auch der Name Dicyema wegen des Vorkommens von zweierlei Keimen in ihrem Innern. Die eigentliche Klarlegung des Baues und der Entwicklung dieser merkwürdigen Organismen verdanken wir aber der grundlegenden Arbeit *Ed. van Beneden*'s (1876) die zugleich interessante Beobachtungen über die Fortpflanzung und eine ausführliche systematische Darstellung brachte.

Da ich die Hauptergebnisse dieser wichtigen Arbeit, die ja in alle grösseren Lehr- und Handbücher der Zoologie und Entwicklungsgeschichte übergegangen sind (1), als bekannt voraussetzen darf, möchte ich an dieser Stelle nur an einige Punkte, die für das Verständnis des ganzen Lebenscyklus dieser Tiere von Bedeutung sind, kurz erinnern.

Ed. van Beneden unterschied nach der Fortpflanzung zwei Arten von Formen, für die er auch morphologische Unterschiede angab. Die einen nannte er *Nematogene,* weil sie sog. wurmförmige Embryonen erzeugen, die andern *Rhombogene.* Letztere bringen die sog. *infusorienförmigen Embryonen* hervor. Dieselben stammen jedoch nicht wie die Nematogene direkt aus den endogen gebildeten Keimzellen, sondern es entwickeln sich erst besondere Zellhaufen, die *Ed. van Beneden Germogen* genannt hat,

---

(1) Die ausführlichste Darstellung hat *Braun* (1879-1883) geliefert in Bronn's Klassen und Ordnungen. Daselbst ist auch die ältere Literatur von *Erdl* (1873), *Kölliker* (1879), *Wagener, Ray Lankester* ausführlich besprochen. Unter Hinweis auf diese Darstellung kann ich daher auf eine Besprechung dieser älteren Arbeiten verzichten. Eine ebenfalls ausführliche Darstellung findet sich bei *Delage* und *Hérouard* (1899) und in dem grossen neuen englischen Handbuch von *Ray Lankester,* wobei auch z. T. neuere Arbeiten (die von *Keppen* bei *Delage* und *Hérouard,* die von *Wheeler* in dem englischen Werke) Berücksichtigung gefunden haben.

Digitized by Google

und erst die Zellen dieses Germogen bringen dann die infusorienförmigen Embryonen hervor. Die nematogenen und rhombogenen Individuen hielt *Ed. van Beneden* nicht ohne weiteres für zwei völlig getrennte Formen, sondern gab die Möglichkeit eines Ueberganges desselben Individuums aus dem nematogenen in den rhombogenen Zustand zu. Bezüglich der infusorienförmigen Embryonen hegte er die Ansicht, dass sie Larven seien, die der Neuinfektion dienen. In einer späteren Arbeit (1882) gab er letztere Ansicht auf und suchte nach Analogie der inzwischen bekannt gewordenen Orthonectoden die Natur dieser Embryonen als Männchen wahrscheinlich zu machen. Zugleich berichtete er über eine zweite Familie derartiger Organismen, die er Heterocyemiden nannte und die in Entwicklung und Lebensgeschichte fast völlig mit den Dicyemiden übereinstimmen.

Im gleichen Jahre erschien eine grössere Arbeit von *Whitman* (1882) worin die früheren Befunde *Ed. van Beneden*'s (1876) zum grössten Teil bestätigt und in einigen Punkten ergänzt wurden. Bezüglich des Zusammenhangs der nematogenen und rhombogenen Individuen kam er zu anderer Auffassung als *Ed. van Beneden,* indem er erst eine Generation *primär-nematogener,* dann eine solche *primär-rhombogener* Individuen annahm, welch letztere sich jedoch schliesslich in nematogene Individuen umwandeln sollten (*secundär-nematogene*). Er untersuchte auch die Entwicklung der Germogene *van Beneden*'s genauer, die er nun *Infusorigene* nannte und denen er infolge der Uebereinstimmung in der Entwicklung mit den wurmförmigen Embryonen den Wert einer Person zuerkannte. Gewisse Beobachtungen brachten ihn zur Vermutung, dass sie aus befruchteten Eiern hervorgingen, während er zur Entstehung aller übrigen Embryonen Parthenogenese annahm. Bezüglich der Einzelheiten und weiteren Ergebnisse dieser Arbeit verweise ich gleichfalls auf die oben citierten Handbücher.

Was die Bedeutung der Arbeit für die Erkenntnis der Lebensgeschichte der Dicyemiden anlangt, so scheint sie keinen allzu grossen Fortschritt gegenüber der *van Beneden*'schen zu bedeuten. Dagegen gebührt ihr unstreitig das Verdienst, ausser einigen wichtigen entwicklungsgeschichtlichen Einzelnheiten (Mitose des Kernes der Axialzelle, Entstehung secun-

Digitized by Google

där-nematogener Individuen), die Systematik der Dicyemiden und ihre morphologische Grundlage wesentlich verbessert zu haben.

Erst zehn Jahre später erschien wieder eine Arbeit über Dicyemiden und zwar von *Keppen* (1892). Da sie nur in russischer Sprache erschien, so kenne ich ausser der Tafelerklärung, die mir mein Freund und College Dr *Gross* übersetzt hatte, den Inhalt nur, soweit ihn *Delage* und *Hérouard* (1899) referiert haben. *Keppen* hat vor allem in dem sog. infusorienformigen Embryo deutliche Spermatozoen gesehen. Er hat dieselben abgebildet in einer Weise, dass an ihrer Existenz wol nicht zu zweifeln ist. Ihm gebührt also das Verdienst, die schon von *van Beneden* vermutete Bedeutung des sog. infusorienförmigen Embryos als *Männchen* zuerst mit Sicherheit nachgewiesen zu haben. Ueber die Entstehung der Spermatozoen ist allerdings aus seiner Arbeit keine Klarheit zu gewinnen. Seine Arbeit ist nämlich, wie *Delage* sich ausdrückt, geschrieben « d'une manière extrêmement confuse ». Ich möchte noch hinzufügen, dass auch besonders seine Abbildungen äusserst schematisch sind und sicherlich z. T. auf Kunstprodukte zurückzuführen sind. Dies gilt besonders von der angeblichen Befruchtung, die sich vor der Entstehung der Infusorigene finden soll und den scheinbar beobachteten Muskelfibrillen und amoeboiden Zellen. An sicheren Resultaten bringt *Keppen* nur noch einen ausführlichen Vergleich des sog. Infusorigens mit den wurmförmigen Embryonen, wobei er gleich *Whitman* zu dem Schluss kommt, dass dasselbe einem solchen Embryo völlig gleiche und also den Wert einer Person besitze. In Bezug auf den Zusammenhang der sog. nematogenen mit den rhombogenen Individuen ist er im Gegensatz zu *Whitman* und *van Beneden* der Ansicht, dass es keine anatomischen Unterschiede zwischen diesen beiden Arten von Weibchen (in Wirklichkeit sind es Agamonten) gäbe. Beide Formen unterschieden sich nur durch das Schicksal ihrer Fortpflanzungsprodukte. Derselbe wurmförmige Embryo werde erst zu einem nematogenen und dann zu einem rhombogenen Weibchen, was ja auch schon *van Beneden* (1876) vermutet hat.

Ohne die Keppen'sche Arbeit gekannt zu haben, veröffentlichte *Wheeler* im Jahre 1899 eine vorläufige Mitteilung über den Lebenscyklus der Dicyemiden, wobei er bezüglich des Zusammenhanges der sog. nemato-

Digitized by Google

genen und rhombogenen Formen zu demselben Resultate gelangt wie der russische Forscher. Dazu führte ihn hauptsächlich eine vergleichende Untersuchung verschieden grosser Tintenfische auf ihren Parasitengehalt hin. In jungen Wirtstieren finden sich nur nematogene Individuen, in mittelgrossen nematogene und rhombogene gemischt und in ganz grossen nur rhombogene. Die infusorienförmigen Embryonen hält *Wheeler* gleich *van Beneden* für Männchen, konnte jedoch keine Spermatozoen nachweisen. Die Axialzelle des sog. Infusorigens hält er für chemotaktisches Centrum, das die Keimzellen zusammenhalte und Spermatozoen anziehe, wofür er stark färbbare Granulen anspricht, die sich häufig am sog. Infusorigen fänden, und die nach ihm mit den bekannten Granulen im infusorienförmigen Embryo übereinstimmen. Die Keimzellen des Infusorigens, die den Männchen den Ursprung geben, hält er demnach für befruchtete Eier im Gegensatz zu den übrigen, die sich parthenogenetisch entwickeln. Den Nachweis für diese Ansicht, die sich nur durch das Auffinden der Reife- und Befruchtungserscheinungen erbringen lässt, hat er allerdings nicht geliefert.

Im Jahre 1903 hat noch *Garbowski* in seinen morphogenetischen Studien einige Angaben über den Bau der Dicyemiden gebracht; dieselben bieten nichts neues. Seine Kritik über die *Whitman'* und *Wheeler'*sche Auffassung vom Bau der ungeschlechtlichen Parasiten und die darauf beruhende Systematik kann nur einer mehr als oberflächlichen Untersuchung entsprungen sein.

Im Jahre 1904 erschien eine Arbeit von mir (*Hartmann*, 1904), worin ich eine neue Nomenklatur der Fortpflanzungsweisen der Organismen vorschlug und meine Resultate und Auffassung über den Generationswechsel der Dicyemiden kurz mitteilte. Dieselbe deckt sich mit der im folgenden genauer begründeten Darstellung des Zeugungskreises der Dicyemiden.

Digitized by Google

KURZE UEBERSICHT DES ZEUGUNGSKREISES DER DICYEMIDEN

(Hiezu Schema auf Tafel 1.)

Ehe ich zur genauen Schilderung meiner Befunde übergehe, will ich zur besseren Orientierung eine kurze Uebersicht des Zeugungs- und Entwicklungskreises der Dicyemiden vorausschicken, vor allem auch um die Benennungen der einzelnen Formen und Stadien vorher feststellen und erläutern zu können. Ich benütze dabei die von mir vorgeschlagene Nomenklatur der Fortpflanzungsweisen (*Hartmann,* 1904).

In jungen frisch inficierten Tintenfischen finden sich in den Venenanhängen kleine Individuen, die den typischen Bau der Dicyemiden aufweisen. Sie stellen vermutlich die *erste agametische Generation* dar und bestehen aus einer Schicht äusserer somatischer Zellen und einer axialen, der Fortpflanzung dienenden Zelle (I u. II). Unter den ersteren kann man je nach der Species 8-9 kleinere Kopfzellen (KZ) von den grösseren Rumpfzellen (RZ) unterscheiden. Die Axialzelle enthält ausser dem Kern mindestens 1 oder 2 Keimzellen. Letztere vermehrt oder vermehren sich durch fortgesetzte Teilung, doch kann sehr frühzeitig neben dieser Vermehrung auch die Entwicklung dieser Zellen zu jungen Individuen einsetzen (II). Alle diese Keimzellen erweisen sich als ungeschlechtliche Keimzellen, *Agameten;* die ganze Axialzelle kann demnach als ungeschlechtliches Fortpflanzungsorgan, *Agametangium,* bezeichnet werden. Die jungen Individuen gehören sonach einer agametischen Dicyemidengeneration an. Die Entwicklung der Agameten vollzieht sich weiterhin durch einen einfachen Furchungsprozess im Innern der Axialzelle des Elterlieres in der Weise, dass ein Kranz von äusseren somatischen Zellen um eine etwas grössere innere Zelle gelagert wird (III, 2-4). Durch eine heteropole Kernteilung entsteht in derselben ein grösserer und ein kleinerer Kern (III, 5, 6). Ersterer ist

Digitized by Google

der dauernde *vegetative Kern* der axialen Zelle (III, 6, *n*). Um letzteren sammelt sich Plasma an, sodass eine neue Zelle im Plasma der alten *endogen* entstanden ist, der *Uragamet*. Da inzwischen auch die Differenzierung der Kopf- und Rumpfzellen eingetreten ist, haben wir dasselbe Stadium vor uns, von dem wir ausgegangen sind, ein junges agametisches Individuum (*Agamont, Agamozoon*), das jetzt das Eltertier verlässt, indem es sich zwischen den Rumpfzellen desselben durchbohrt (III, 7).

Das junge Individuum wächst nun heran und bringt in derselben Weise wie sein noch fortbestehendes Eltertier nach und nach eine grosse Anzahl von jungen *Agamonten* zur Entwicklung, wodurch sehr bald eine reiche Autoinfektion des heranwachsenden Cephalopoden stattfindet. In kleineren bis mittelgrossen Wirtstieren findet man nur derartige agametische Individuen mit Agamontenbrut in den verschiedenen Stadien und Grössen darunter solche von ganz ansehnlicher Grösse. Diese Individuen mit Agamontenbrut im Innern haben die früheren Autoren als *Nematogene* bezeichnet.

Erst in älteren Wirtstieren, die meist eine ungeheure Anzahl von Parasiten beherbergen, treten mit einem Male *Geschlechtsgeneration* auf, indem in den agametischen Individuen und zwar in solchen jeden Alters und jeder Grösse die Agameten sich nicht wie bisher zu Agamozoen, sondern zu Geschlechtsindividuen, *Männchen* (infusorienförmige Embryonen) resp. *Weibchen* (Infusorigene Whitman's) entwickeln (IV, 1-4, u. V, 1-4), was wohl zum Teil auf veränderte Lebensbedingungen im Wirte zurückzuführen ist. Dadurch werden also die Nematogene zu den Rhombogenen der früheren Autoren. Die Rhombogene sind also wie die Nematogene Agamonten, die aber im Gegensatz zu letzteren Geschlechtsbrut in ihrer Axialzelle beherbergen.

Die Weibchen (Infusorigene Whitman's) nehmen ihre Entstehung wie die agametischen Individuen aus Agameten und entwickeln sich auch in ganz homologer Weise nur mit dem Unterschiede, dass die Keimzellenbildung der axialen Zelle beim weiblichen Embryo schon sehr frühzeitig einsetzt, häufig schon auf dem Vierzellenstadium (IV, 1-4). Sie bleiben dauernd in der Axialzelle ihres Eltertieres liegen und zeigen somit Rückbildungserscheinungen. Sehr merkwürdig ist die Tatsache, dass beim Weibchen auch die

Digitized by Google

den somatischen Zellen der Agamozoen homologen Elemente zu Eiern werden, ein Vorgang, der durch die Lebensbedingungen dieser rückgebildeten Weibchen möglich geworden ist, indem durch ihr Verbleiben innerhalb des Eltertieres die Bedeutung der somatischen Zellen als Hüll-, Bewegungs- und Ernährungszellen völlig überflüssig geworden ist. Wenn sich die Eier nach der Wachstumsperiode vom Weibchen ablösen, liegen sie in dem Plasma der Axialzelle ihres Grosselters. Um das Weibchen und seine Eier sammeln sich Spermatozoen (IV, *sp*) an, die von Männchen abstammen, welche aus andern Wirtstieren eingewandert sind. Nach der Reduktionsteilung und Befruchtung (IV, 5, 6) durch dieses Spermatozoenmaterial entwickeln sich die Eier zu Männchen (IV, 7-10), die also in der Regel aus befruchteten Eiern hervorgehen im Gegensatz zu den Weibchen. Nur ausnahmsweise entstehen die Männchen auch heute noch direkt aus Agameten (V, 1-4), was natürlich ursprünglich stets der Fall gewesen sein muss. Da die Männchen sofort auswandern und in andere Tintenfische eindringen, wobei erst ihre Produkte zur Reife gelangen, konnte die ursprüngliche Entstehungsweise fast ganz abhanden kommen. Auch der Bau des Männchens (*infusorienförmige Embryonen* der früheren Autoren) lässt sich auf den der agametischen Individuen zurückführen. Sie weisen nur in den Aussenzellen und der Anordnung der Nährzellen des Fortpflanzungsorgans (Hoden) einige Besonderheiten auf. Aus der letzten Generation von befruchteten Eiern entwickeln sich jedoch wieder agametische Individuen (VI, 2-7), sodass sämtliche rhombogenen Individuen zum Schluss *secundär-nematogen* werden. Mit dieser letzten, geschlechtlich entstandenen Agamozoenbrut haben wir wieder unser Ausgangsstadium. Mit grosser Wahrscheinlichkeit haben wir in ihr die Stadien zu erblicken, durch die sich die Neuinfektion der jungen Tintenfische vollzieht und somit wäre der Zeugungs- und Entwicklungskreis der Dicyemiden geschlossen.

Digitized by Google

BEMERKUNGEN UEBER BAU UND SYSTEMATIK DER DICYEMIDEN

Bezüglich der systematischen Unterscheidung der einzelnen Arten der Dicyemiden schliesse ich mich *Whitman* (1882) an, dessen Klassifikationsprinzipien mir zutreffend zu sein scheinen. Da nun aber in neuerer Zeit *Garbowski* (1903) in dem Abschnitt seiner morphogenetischen Studien : « Die Taxonomie der Mesozoen » die Klassifikation der Dicyemiden, sowie deren morphologische Grundlage in Zweifel zieht, muss ich auf dessen Einwände hier etwas eingehen. Die ganze systematische Gruppierung gründet sich nur auf den Bau der agametischen Individuen (Weibchen der früheren Autoren). Daher kann ich bei dieser Gelegenheit zugleich das Wenige mitteilen, was ich über die ausgebildeten agametischen Tiere zu bemerken habe.

Die agametischen Dicyemiden sind langgestreckte drehrunde Organismen, die nur aus wenigen Zellen bestehen. Dieselben überschreiten gewöhnlich die Zahl 25 nicht, wenn man von den Keimzellen und Embryonen absieht. Diese Zellen verteilen sich auf eine grosse langgestreckte Axialzelle, die ausschliesslich der Fortpflanzung dient, und einen Kranz von äusseren somatischen Zellen, an denen sich je nach der Gattung 8 oder 9 Kopfzellen von den grossen langgestreckten Rumpfzellen unterscheiden lassen. Die äusseren Zellen sind an der freien Oberfläche mit Cilien versehen und dienen der Bewegung, der Festheftung und Nahrungsaufnahme. Die Begriffe Ektoderm und Entoderm, die von früheren Autoren den äusseren, resp. der inneren Zelle beigelegt wurden, sind meiner Ansicht nach am besten zu vermeiden. Die axiale Zelle kann auf keinen Fall mit dem Entoderm eines Metazoons verglichen werden, was in einem späteren Kapitel über die Entwicklung näher ausgeführt werden soll. Wenn es aber kein Entoderm gibt, kann man auch nicht von einem Ektoderm sprechen. Wir begnügen uns daher mit den Ausdrücken *Axialzelle* oder, da dieselbe ausschliesslich der agametischen Fortpflanzung dient, *Agametangium* und *Aus-*

Digitized by Google

senzellen oder *somatische* Zellen. Die somatischen Aussenzellen kommen für die systematische Grundlage hauptsächlich in Betracht und wir beginnen wiederum mit dem systematisch wichtigsten Teile derselben, der

Kopfkappe (« coiffe polaire » nach *Ed. van Beneden*).

Dieselbe setzt sich aus 2 Kränzen von Zellen (*Polarzellen*) zusammen, dem vorderen *propolaren,* der stets aus 4 Zellen besteht, wie schon *Ed. van Beneden* erkannt hat, und dem hinteren *metapolaren,* der je nach den Arten 4 oder 5 Zellen besitzt. Die ganze Kopfkappe besteht demnach aus 8 oder 9 Zellen, was *Whitman* mit *octomerisch* oder *enneamerisch* bezeichnet. Das bildet die Grundlage für die Aufstellung seiner beiden Gattungen Dicyema und Dicyemennea. Dieses Klassifikationsprinzip ist nach meinen Untersuchungen vollständig zutreffend, zumal die enneamerischen Arten auch sonst noch gemeinsame Unterscheidungsmerkmale gegenüber den andern Arten aufweisen. In der Jugend sind alle Arten monaxon (radiär) und der Punkt, in dem die 4 propolaren Zellen sich kreuzartig berühren, liegt dann genau an dem vorderen Pole der Axe. Während manche Arten dauernd diesen Charakter behalten, gehen andere, wie z. B. Dicyema macrocephalum aus Sepiola rondoletti sehr bald in einen bilateralsymetrischen Typus über, indem die ganze Kopfkappe auf die eine Seite rückt, die dann Ventralseite genannt wird. Der erste Zustand wird *orthotrop,* der letztere *plagiotrop* genannt. Bei enneamerischen Dicyemiden ist die Bilateralität im letzteren Fall noch ausgeprägter, insofern als bei dem metapolaren Zellring eine Zelle dorsal, je eine rechts und links und zwei ventral liegen. Indem die ersten Rumpfzellen, die als parapolare Zellen von den übrigen unterschieden werden und gewöhnlich in der Zweizahl vorkommen, sich rechts und links an die Metapolar-Zellen anschliessen, resp. sie umschliessen, kommt die Bilateralität noch mehr zum Ausdruck.

Garbowski (1903), der auf die Architektonik des Körpers grosses Gewicht legt, indem er dieselbe für die Frage nach der Abstammung der Dicyemiden zwar nicht entscheidend, sodoch von Bedeutung hält, kommt, wie er sagt, auf grund sorgfältiger Beobachtungen zu andern Resultaten:

Digitized by Google

Er hält den Plagiotropismus für « keinen taxonomisch aufzufassenden Artcharakter », sondern für eine individuelle Erscheinung, die bei einzelnen Individuen stets auf's neue entsteht, durch die Lebensverhältnisse aufgenötigt.

Ich bin nun zwar der Ueberzeugung, dass diese promorphologischen Verhältnisse für die Frage nach der Abstammung der Dicyemiden ohne Bedeutung sind, dass sie aber für die Unterscheidung der einzelnen Arten ihren Wert haben. Da aber *Garbowski* auch die übrigen Merkmale, die den gegenwärtigen Diagnosen als Basis dienen, für unverlässlich hält, will ich an einem Beispiel zeigen, dass die Beobachtungen *Garbowski*'s nicht ganz verlässlich sind. Wenn *Garbowski* (1903, S. 50) sagt : « Als beweisend für die Richtigkeit dieser Annahme kann ich vor allem die Tatsache anführen, dass ich zwischen plagiotropalen fast immer Exemplare angetroffen habe, welche ganz zweifellos streng orthotrop waren, — und zwar in verschiedenem Alter » — so ist dagegen einzuwenden, dass es sich bei der Form, die er untersucht hat und die er als Dicyemennea gracile aus Sepia officinalis angibt, garnicht um eine plagiotrope Art handelt, wie er aus der Arbeit *Whitman*'s (1882) hätte ersehen können. Was er dabei für Plagiotropismus gehalten hat, kann allerdings nicht als Artcharakter gelten, da es sich nur um geringe individuelle Verschiebungen handelt, die nur einige μ betragen, wie er selbst angibt, während bei echt plagiotropen Arten wie z. B. Dicyema macrocephalum die Sache ganz anders liegt, was schon aus den Abbildungen *Ed. van Beneden*'s (1876) und *Whitman*'s ersichtlich ist. Auch aus folgendem geht der Wert seiner Einwände hervor; er sagt (S. 50) : « Gegen den Einwand, es könnte sich hiebei um zwei verschiedene Spezies handeln, zumal orthotropale Arten sowohl in Europa als in Amerika vorkommen, habe ich einzuwenden, dass das gemeinsame Leben zweier verschiedener Parasitenspezies desselben Typus in einem einzigen Organe wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat und dass die orthotropen Formen sich durch kein einziges, noch so geringfügiges Merkmal von plagiotropen unterscheiden. » Abgesehen von der Unüberlegtheit, die in dieser Behauptung steckt — man denke nur an Malariaparasiten, Coccidien und andere parasitische Protozoen — hat

Digitized by Google

Whitman eingehend nachgewiesen, dass gerade in der Sepia officinalis zwei scharf unterschiedene Arten vorkommen, die sogar den beiden von ihm aufgestellten Gattungen angehören. Dieselben unterscheiden sich allerdings nicht durch die orthotrope oder plagiotrope Lage der Kopfkappe voneinander, sondern durch die Zahl und Anordnung der Zellen der ganzen Tiere, sowie durch ihre Grösse, die später zu besprechenden Rumpfzellen und anderes (siehe Fig. 1-6). Die genauen Beobachtungen und Angaben *Whitman*'s über diesen Punkt kann ich vollständig bestätigen und ich kann noch hinzufügen, dass auch noch einige weitere Unterschiede zwischen beiden Arten vorhanden sind und dass sie auch in allen Entwicklungsstadien deutliche Verschiedenheiten aufweisen. Wie aus dem weiteren Text von *Garbowski* (S. 51) mit Sicherheit hervorgeht, hat auch er bei seinem Material die beiden Arten vor sich gehabt. Er gibt nämlich an, dass es Exemplare gäbe mit starken, mitunter bruchsackartigen Auftreibungen der Zellen, auch der Endzellen, andrerseits Individuen, bei welchen diese Auftreibungen vollständig fehlen. Das sind aber, wie wir noch sehen werden, Eigenschaften, die streng an die beiden verschiedenen Arten geknüpft sind. In der Unverlässlichkeit der Merkmale kann es daher nicht liegen, wenn es *Garbowski* nicht gelingen wollte, die untersuchte Form mit den Arten *Whitman*'s und *van Beneden*'s endgültig zu identifizieren. Er scheint sich nur die Mühe nicht genommen zu haben, die Arbeit *Whitman*'s, wo dies alles gründlich dargestellt ist, genauer anzusehen und daraufhin die Formen zu untersuchen. Auf Grund solcher sorgfältiger Beobachtungen können wir, wie ich glaube, die Zweifel *Garbowski*'s bezüglich der Zuverlässigkeit der zur Diagnose verwendeten Merkmale auf sich beruhen lassen.

Nach dieser Abschweifung wollen wir uns wieder unserm eigentlichen Thema zuwenden. Es erübrigt uns noch, auf die Anordnungen und den Bau der Kopfzellen kurz einzugehen.

Die Anordnung der 8 oder 9 Polarzellen in der Kopfkappe und ihre Verbindung mit den ersten Rumpfzellen ist sehr verschieden bei den einzelnen Arten und dient daher als wichtiges Artcharakteristicum. Besonders *Whitman* hat diese Verhältnisse genauer dargestellt und ich kann dessen Angaben bei den von mir näher untersuchten Arten völlig bestätigen. Die

Digitized by Google

einzelnen Kopfzellen behalten, wie schon die früheren Untersucher angeben, dauernd den embryonalen Zustand bei; ihr Protoplasma ist dichter als das der Rumpfzellen und deutlich fein-wabig (nicht körnig) gebaut. Die Geisseln sind, wie *van Beneden* gesehen hat, an den Kopfzellen kürzer als den Rumpfzellen und stehen daselbst dichter, was mit dem dichteren Bau des Protoplasmas zusammenhängt. Sie stehen an den Knotenpunkten der Wabenwände und haben stets ein kleines Basalkörperchen (Fig. 8). Die Kerne sind klein, das Chromatin verschieden angeordnet, wonach man gleichfalls Dicyema truncatum von Dicyemennea gracile zu unterscheiden vermag. Bei Dicyema truncatum sind die Kerne, besonders bei jüngeren Individuen verhältnismässig klein und im gefärbten Präparat meist dunkler als das Protoplasma (Fig. 6). Eine Kernmembran und Kerngerüst sind nicht deutlich ausgeprägt; dagegen ist im Kern reichlich Plastin enthalten, in das wenige grössere Chromatinbrocken eingelagert sind (Fig. 6). Manchmal wird geradezu der Eindruck hervorgerufen, als ob der ganze Kern nur aus einer Plastinansammlung mit eingelagertem Chromatin bestände. Die Kerne von Dicyemennea gracile sind dagegen stets heller als das Protoplasma. Sie zeigen den bläschenförmigen Typus deutlich ausgeprägt, Kernmembran und wabig strukturiertes Gerüst sind gut ausgebildet. Das gesamte Chromatin ist in der Regel in einem grossen Nucleolus vereinigt. Dieser stellt somit einen Amphinucleolus nach der Nomenklatur *Waldeyer*'s (1901-1903) oder ein Karyosom vor, wie es sich ja bei vielen Protozoen (*Hertwig, Schaudinn*) und Eiern (*Hartmann, Günther* etc.) findet. Der Unterschied der Kerne dieser beiden Arten kommt auch auf den Abbildungen *Whitman*'s zum Ausdruck (vergl. dessen Fig. 49 u. 50).

Rumpfzellen.

Die ersten an der Kopfkappe anschliessenden Rumpfzellen werden als *parapolare* von den übrigen getrennt. Sie nehmen in Grösse und Bau häufig eine Art Mittelstellung zwischen den Polzellen und den echten Rumpfzellen ein, da sie wie die Polarzellen den embryonalen Charakter mehr bewahrt haben, wenn auch nicht in dem Masse wie diese. Das Protoplasma dieser

Digitized by Google

Zellen ist etwas weniger dicht, d. h. die Alveolen sind durch Flüssigkeitsaufnahme grösser geworden, sodass es bei schwacherer Vergrösserung noch körnig aussieht, wie *van Beneden* und *Whitman* es beschrieben haben. Was die Zahl der Parapolarzellen und ihre systematische Bedeutung anlangt, so glaube ich *Whitman* recht geben zu müssen, der ihnen keine grosse Bedeutung einräumt. Bei den von mir näher untersuchten Arten fanden sich stets nur 2 solcher Zellen, die rechts und links an die Kopfkappe sich mit breiter Basis anreihten und nach hinten in eine Spitze endigten, wie es auch *Ed. van Beneden* und *Whitman* übereinstimmend beschrieben haben. Auch in Bezug auf Anordnung und Bau der übrigen Rumpfzellen die beim Wachstum zu langen und schmalen Platten oder Spindeln ausgezogen werden, stimme ich vollkommen mit den beiden Forschern überein; vor allem kann ich im Gegensatz zu *Garbowski* bestätigen, dass die beiden birnförmigen Auftreibungen am Hinterende von Dicyema truncatum ein konstantes Artmerkmal bilden, während bei der zweiten Art aus der Sepianiere, der Dicyemennea gracile, überhaupt keine « veruciform cells » vorkommen.

Im histologischen Bau weisen die Rumpfzellen einige Besonderheiten auf. Sie besitzen einen sehr weitmaschigen wabigen Bau. Die Waben sind meist ungleich gross. Dieser Zustand ist von dem embryonalen, wie ihn die Polarzellen zeitlebens aufweisen, durch reichliche Flüssigkeitsaufnahme während des enormen Wachstums der Rumpfzellen leicht abzuleiten. Die Cilien sind, wie schon erwähnt, länger und stehen weniger dicht als an den Kopfzellen. Auch hier finden sich an den Wurzeln der Cilien in den Knotenpunkten der Wabenwände kleine Basalkörperchen (Fig. 8). Die gleichen Unterschiede, die oben für die Kopfzellen angegeben worden, sehen wir auch hier im Bau der Kerne bei jüngeren Tieren der beiden Arten aus der Sepianiere. Die Kerne sind nur entsprechend grösser. In älteren Tieren werden auch die Kerne von Dicyema truncatum mehr bläschenförmig, doch sind sie auch dann noch besonders durch ihre unregelmässigen Konturen und ihren Plastingehalt von denen der Dicyemennea gracile zu unterscheiden. In späterem Alter können sich noch andere Veränderungen vollziehen, so gehen die Cilien vielfach verloren. Auch scheint es zur

Digitized by Google

Auflösung der Zellgrenzen zu kommen. Ausser den schon durch *Ed. van Beneden* (1876) genauer untersuchten und beschriebenen körnigen und kugeligen Ausscheidungen finden sich keine weiteren Zelldifferenzierungen im Protoplasma der Rumpfzellen. Das Vorkommen von Muskelfibrillen, das *Garbowski* (1903, S. 52) beschreibt, konnte ich nicht bestätigen. Manchmal können ja einzelne Mikrosomen oder kleine Exkretkörnchen in einer Reihe auf einer Wabenwand hintereinander liegen oder bei schlechter Conservierung kann man besonders an den zugespitzten Zellenden Schrumpfungen wahrnehmen, die ev. derartige Bildungen vortäuschen können. Bei gut konserviertem Material dagegen ist, selbst bei bester Heidenhain'scher Haematoxylin-Färbung an isolierten und in Nelkenöl untersuchten Aussenzellen nichts zu beobachten, was an wirkliche Fibrillen erinnern könnte. Bei dieser Untersuchungsmethode wäre derartiges doch kaum zu übersehen. Die erwähnten verschiedenartigen Zellprodukte sind nach übereinstimmendem Urteil aller Untersucher als Exkretstoffe aufzufassen. Ich möchte dazu nur bemerken, dass man auch nach der Art dieser Ausscheidungen die beider Arten in der Sepia voneinander unterscheiden kann.

Auf einen interessanten biologischen Gesichtspunkt möchte ich bei dieser Gelegenheit noch hinweisen, der vielleicht eine physiologische Untersuchung lohnen würde. Schon *Ed. van Beneden* (1876) hat solche Ausscheidungen beschrieben von rein crystalloidem Aussehen. Mir ist nun aufgefallen, dass man derartige Produkte hauptsächlich bei äusserst reichlicher Infektion findet, wobei das ganze Nierengewebe dicht besät mit Dicyemiden und ein freies Nierenepithel überhaupt nicht zu sehen ist. Aehnliche crystalloide Körper, meist rot und gelb, bilden nun auch typische Bestandteile der Nierenflüssigkeit der Tintenfische und sind durch *von Fürth* (1903) als Harnkonkremente nachgewiesen. Das legt die Vermutung nahe, dass die Dicyemiden bei zahlreicher Infektion, die meistens vorhanden, geradezu in einem symbiotischen Verhältnis zu ihrem Wirtstiere stehen, indem die Parasiten gewissermassen als Nierenepithel funktionieren. Der Umstand, dass sich keinerlei schädliche Einflüsse auf den Wirt nachweisen lassen, spräche auch zu Gunsten dieser Hypothese, deren Richtigkeit allerdings näher zu prüfen wäre. Ich muss mich mit dieser Anregung hier begnügen.

Digitized by Google

Axialzelle.

Von den Aussenzellen wird eine einzige langgestreckte Zelle umschlossen, die Axialzelle oder Agametangium. An den Enden ist diesselbe spindelförmig zugespitzt. Infolge ihrer auffallenden Grösse ist ihr Protoplasma ausserordentlich weitmaschig. Die einzelnen Waben sind sehr ungleich gross und vielfach — besonders an den Enden — quergestellt. All diese Verhältnisse haben schon die früheren Untersucher richtig beschrieben und abgebildet, nur haben sie den Bau als reticulär aufgefasst. Das Protoplasma enthält keinerlei Differenzierungen. Die Muskelelemente, die *Keppen* (1892) beschrieben und abgebildet hat, sind wohl dieselben Gebilde, die *Garbowski* als Muskelfibrillen bei den Aussenzellen angegeben hat. Was oben Seite 23 über jene gesagt ist, gilt in gleicher Weise auch hiefür. Bei sorgfältiger Präparation konnte ich nie derartiges beobachten.

Die Zelle besitzt bei jungen Individuen einen grossen bläschenförmigen somatischen Kern, der schon im Embryonalzustand von dem Ur-Keimkern abgetrennt wurde. Alle diese der Fortpflanzung dienenden Vorgänge der Axialzelle sollen erst später geschildert werden. Der grosse somatische Kern hat eine deutliche Kernmembran. Die früheren Untersucher haben dieselbe als doppelt contouriert beschrieben, doch scheint mir dieser Eindruck nur bei schwächerer Vergrösserung durch optische Verhältnisse vorgetäuscht zu sein. Alle chromatische Substanz desselben ist in der Regel (besonders bei jungen Individuen) im Amphinucleolus oder Karyosom angehäuft. Beim weiteren Wachstum kommen vielfach weitgreifende vegetative Kernveränderungen vor, die hauptsächlich in dem Heraustreten von Chromatin aus dem Karyosom bestehen, wobei die feinere Struktur und Zusammensetzung desselben aus Plastin und Chromatin deutlich zu Tage tritt (Fig. 7). Ohne hier auf diese vegetativen Kernveränderungen näher einzugehen, möchte ich nur darauf hinweisen, dass die Vorgänge an die von mir (1902) und *Günther* (1903) bei Metazoeneier beschriebenen Bilder, sowie auch an die interessanten Mitteilungen *Siedlecki*'s (1805) über die Veränderung des Karyosoms der Coccidien erinnern. In alten Individuen finden sich mehrere somatische Kerne. Ihre Entstehung werden wir bei der Schilderung des Zeugungskreises kennen lernen.

Digitized by Google

SPEZIELLE DARSTELLUNG DES ZEUGUNGS- UND ENTWICKLUNGSKREISES

A. — Die agametischen Generationen.

In frisch inficierten Tintenfischen finden sich kleine *Dicyemiden* in spärlicher Anzahl, die schon ganz den Bau der grösseren, typischen Formen aufweisen. Sie zeigen die im vorigen Kapitel beschriebene Differenzierung in Polar- und Rumpfzellen, wenn auch der Unterschied noch nicht so scharf ausgeprägt ist wie bei älteren Exemplaren. Die Rumpfzellen haben noch eine gedrungene Gestalt und sind noch nicht zu Platten oder Spindeln ausgezogen wie bei jenen. Die Waben des Protoplasmas sind gegenüber denen der Kopfzellen erst wenig vergrössert und die bekannten Exkretkörper im Plasma fehlen in der Regel völlig. Dagegen sind die birnförmigen Auftreibungen der Endzellen bei Dicyema truncatum schon ausgebildet, wonach die beiden Arten in der Sepianiere neben ihrer ungleichen Anzahl von Kopfzellen und ihrem verschiedenen Kernbau leicht voneinander zu unterscheiden sind (Fig. 2, 3, 4 u. 5).

Die Axialzelle dieser kleinen Dicyemiden enthält ausser dem grossen bläschenförmigen Kern eine oder mehrere Keimzellen und zwar lässt sich hier wiederum ein Unterschied zwischen beiden Arten konstatieren, indem bei Dicyema truncatum die jüngsten Individuen nur eine einzige Keimzelle aufweisen, während sich bei Dicyemennea gracile mindestens zwei in der Regel aber noch mehr — 4 und 8 Keimzellen — auf diesem Stadium vorfinden (Fig. 1, 3 u. 4).

In diesen jungen Dicyemiden haben wir mit grosser Wahrscheinlichkeit die *erste agametische Dicyemidengeneration* zu erblicken, die auch die Neuinfektion der Tintenfische vollziehen dürfte, worauf wir zum Schlusse noch zurückkommen werden. Zunächst wollen wir nun die Fortpflanzungs- und Entwicklungsvorgänge dieser agametischen Dicyemiden eingehend betrachten, Vorgänge, die sich alle im Innern der axialen Zelle derselben abspielen. Obwohl in den Stadien, die wir nach den in der Natur gegebe-

Digitized by Google

nen Verhältnissen zum Ausgangspunkt für die spezielle Schilderung des ganzen Lebenskreises der Dicyemiden genommen haben, die ersten der Fortpflanzung dienenden Vorgänge sich schon vollzogen haben — wie erwähnt, befinden sich in der Axialzelle der jungen Dicyemiden schon ein oder mehrere Keime — so wollen wir doch aus praktischen Gründen mit der Beschreibung dieser ersten Vorgänge beginnen, um die Erscheinungen im Zusammenhange vorführen zu können.

1. — Bildung der Uragamete.

Die hier zu schildernden Vorgänge vollziehen sich schon während der Embryonalentwicklung, die in der Axialzelle der Eltertiere stattfindet. Wir beginnen mit einem Entwicklungsstadium, auf dem eine etwas grössere runde oder polygonale Zelle von einem Kranz äusserer gleichartiger Zellen umgeben ist. Erstere ist die Axialzelle, letztere sind die noch nicht in voller Zahl ausgebildeten, embryonalen somatischen Aussenzellen, deren weitere Entwicklung uns an dieser Stelle nicht interessiert. In den Figuren 9 und 10 sind zwei derartige Stadien abgebildet. Die Axialzelle besitzt wie die äusseren Zellen einen feinwabigen Bau und einen bläschenförmigen Kern, in dem gewöhnlich alle chromatische Substanz in einem grösseren oder mehreren kleinen Amphi-Nucleolen angesammelt ist. Ausser durch ihre Grösse unterscheidet sich die Axialzelle nur durch ihr etwas helleres Protoplasma von den Aussenzellen, was durch die grösseren Wabenräume histologisch bedingt ist. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird dieser Unterschied im Protoplasma noch auffallender, die Wabenräume werden wohl durch Flüssigkeitsaufnahme noch grösser und dadurch die Axialzelle bedeutend heller als die übrigen. Auf diesem Stadium streckt sich gewöhnlich schon der mehr oder minder kugelige Embryo in die Länge; an dieser Längsstreckung nimmt auch die Axialzelle teil, die dadurch in eine ellipsoide oder spindelartige Form übergeht (Fig. 11).

a) *Inäquale Kernteilung.*

Gleichzeitig oder schon etwas vor der Längsstreckung löst sich der Kern

Digitized by Google

der Axialzelle auf, um sich zur mitotischen Kernteilung anzuschicken. Dabei wird zuerst die Kernmembran aufgelöst und das Chromatin sondert sich zu einer grösseren Anzahl kleiner, nicht sehr scharf individualisierter Chromosomen. Die chromatischen Elemente liegen in einer deutlichen Grundlage von Plastinsubstanz, durch die sie gewissermassen miteinander verkittet sind in ganz ähnlicher Weise, wie dies von *Rich. Hertwig* (1898) für die Mitose von Actinosphärium eichhorni beschrieben ist. Der anfangs dabei noch wahrzunehmende Nucleolus besteht jetzt fast nur noch aus Plastin. Er hat also offenbar sein Chromatin schon zur Chromosomenbildung abgegeben und stellt einen *Metanucleolus* dar (*Häcker*, 1893, *Hartmann*, 1902). Mithin steht hier der Nucleolus in derselben Beziehung zum Chromatin, resp. zur Ausbildung der Chromosomen, wie dies bei Protozoen von *R. Hertwig* (1898) für Actinosphärium, für verschiedene tierische Eier übereinstimmend von *Wilson* (1901), *Hartmann* (1902), *Goldschmidt* (1902), *Günther* (1903) und andern angegeben worden ist. Die Chromosomen liegen auf diesem Stadium mehr oder minder ausgebildet im wabigen Protoplasma, in dem noch keine weitere Differenzierung zur Spindel wahrzunehmen ist. Die Figur 5, in der dieses Stadium dargestellt ist, stammt ausnahmsweise von einem Embryo von Dicyemennea gracile.

Das nächste zur Beobachtung gelangte Stadium ist in Figur 12 abgebildet. Sowohl der ganze Embryo als die Axialzelle besitzen hier noch ihre Kugelgestalt. Doch ist in dem Protoplasma eine deutliche Spindel aufgetreten, die die ganze Zelle durchsetzt. Die Wabenstruktur des Protoplasmas ist noch wahrzunehmen, wenn auch weniger deutlich als vorher. Später wird dieselbe noch undeutlicher, doch ist auch auf dem Höhepunkt der Ausbildung der sog. Spindel die wabige Grundstruktur noch zu erkennen (Fig. 13, 14). Nur bei Figur 15 scheint die Sache anders zu liegen, hier erstreckt sich die Spindelfigur nicht bis an die Peripherie der Zelle und die sie umgebende Schicht scheint ganz hell und strukturlos. Doch glaube ich, dass dieser Zustand auf Schrumpfung bei der Conservierung zurückzuführen ist. Es wurde Sublimat-Alkohol-Eisessig bei dem betreffenden Objekt verwendet, das die Plasmastrukturen weniger gut erhält als die gewöhnlich benutzte Hermann'sche Flüssigkeit. Das ganze Spindelfasersystem kann auch hier meiner

Digitized by Google

Ansicht nach wie in so vielen Fällen nur aufgefasst werden als der Ausdruck von in besonderer Weise auf das wabiggebaute Protoplasma wirkenden Kräften, womit ich mich ganz auf den Boden der von *Bütschli* (1892), *Rhumbler* (1899), *Ziegler* (1898) etc. vertretenen, dynamischen Zellteilungslehre stelle. Die Spindelfasern sind, was sowohl bei dieser Teilungsfigur als auch in noch deutlicherer Weise bei den übrigen Zellteilungen der Dicyemiden mit Sicherheit zu beobachten ist, nur in die Länge gezogene und verdickte Wabenwände. In neuerer Zeit hat *Goldschmidt* (1905), bei der Reifungsteilung einer Distomee, Zoogonus mirus, denselben Bau der Spindel nachgewiesen; auch *Veydovski* und *Mrazek* (1903) vertreten in ihrer schönen Arbeit über das Rynchelmisei einen ähnlichen Standpunkt.

Auffallend ist die deutliche Verschiedenpoligkeit (*Heteropolie*) der Spindel, die besonders auf den späteren Stadien scharf hervortritt (Fig. 13, 14, 15). Der eine Pol ist breit stumpf, jede einzelne Spindelfaser endet für sich an der Zellmembran, während an dem andern Pol alle Fasern in einem Punkte convergieren. Im völlig ausgebildeten Zustand, auf dem Stadium der Aequatorialplatte weist die Spindel eine geradezu ausgesprochen kegelförmige Gestalt auf. Centren vermochte ich an dieser Teilungsfigur in keiner Weise wahrzunehmen, auch nicht am spitzen Pol. Dass die Teilungsspindel indertat derart heteropol gebaut ist, wie ich sie beschrieben habe, und nicht nur so vorgetäuscht ist durch schiefe Lage im Präparat, geht daraus hervor, dass diese Untersuchungen an Totalpräparaten gewonnen sind, zum Teil an unter dem Deckglas isolierten Embryonen, die eine Betrachtung von allen Seiten gestatteten.

Eine ähnliche Spindelfigur ist meines Wissens bisher nur einmal beschrieben worden in einer vorläufigen Mitteilung von *R. von Erlanger* und *R. Lauterborn* (1897) über die Eireifung von Asplanchna. Dort handelte es sich allerdings um eine Reifungsteilung, bei der der breite centrenfreie Pol an der Peripherie des Eies lag, während der spitze in diesem Falle mit einem Centrosomen ausgestattete Pol gegen die Mitte des Eies gekehrt war. Am breiten Pol kam es zur Ausbildung des Richtungskörpers. Auch die zweite Reifungsspindel von Cyclops brevicornis mit ihrer Granatenform wäre zum Vergleich anzuführen (*Häcker*, 1890).

Digitized by Google

Ueber die chromatischen Teile dieser Spindel habe ich nur wenig zu bemerken. Es kommt zu einer sehr schön ausgebildeten Aequatorialplatte, wobei die einzelnen Chromosomen eng aneinander liegen und durch eine Plastinunterlage miteinander verbacken scheinen, wodurch eine sehr geringe Individualität der einzelnen zutage tritt, ähnlich wie bei Actinosphärium nach *R. Hertwig* (1898). Leider war es mir infolge dieses Umstandes, wozu sich noch die Kleinheit des Objektes und die verhältnismässig grosse Anzahl von Chromosomen erschwerend hinzugesellt, trotz vieler darauf gerichteter Mühe nicht möglich, die Zahl der Chromosomen zu ermitteln. Auf den Abbildungen ist stets nur ein geringer Teil der Chromosomen zu sehen; die Uebrigen liegen in andern optischen Schnitten.

Das Resultat des obenbeschriebenen Teilungsvorganges ist eine starkausgeprägte inäquale Kernteilung, wie das auf dem nächsten Stadium, das ich beobachten konnte, und in Figur 16 zur Abbildung bringe, schön zu sehen ist. Die beiden sich rekonstruirenden Kerne sind auffallend an Grösse verschieden. Der gewöhnliche Zustand des Protoplasmus ist bei diesem Stadium wiederhergestellt, nur zwischen den beiden Kernen sind die Waben noch zu einigen parallelen Längsreihen angeordnet.

Obwohl das eben beschriebene Bild den Anschein erweckt, als gehe mit der Kernteilung zugleich eine Zellteilung einher — man beachte auf Figur 16 die Einschnürung der Axialzelle — so ist das doch keineswegs der Fall. Das Endresultat ist immer dasselbe : in der etwas in die Länge gezogenen, an beiden Enden zügespitzten und wabig-vacuolig-strukturierten Axialzelle finden sich — in der Regel dicht beieinander — 2 Kerne : *ein grosser Kern und ein kleiner Kern.* Nur einmal fand ich in Individuen, die sich zur Bildung der Geschlechtsformen anschickten, einen agametischen Embryo, bei dem es bei der ersten Mitose der Axialzelle auch zur Zellteilung gekommen war (Fig. 18). Beide Kerne sind bläschenförmig, besitzen eine deutliche Membran und gewöhnlich einen chromatinreichen Amphi-Nucleolus. Auf den Knotenpunkten des chromatischen Gerüstes und besonders der Kernmembran angelagert finden sich ausserdem noch Chromatinkörnchen in grösserer oder geringer Anzahl.

Leider bin ich nicht im Stande, mit aller Sicherheit anzugeben, welchem

Digitized by Google

Pole der heteropolen Teilungsfigur der grosse resp. der kleine Kern entspricht. Die besprochenen Vorgänge gehen offenbar sehr rasch vor sich, nur das Aequatorialstadium scheint von etwas längerer Dauer. Man findet unter hunderten von gleichartigen Embryonen nur ein Teilungstadium und da in der Regel ein Aequatorialstadium. Das gewöhnliche Bild in der Axialzelle zeigt entweder den einen Kern vor oder die beiden Kerne nach der Teilung. Wegen des Fehlens weiterer Zwischenstadien ist aus den Bildern des eigentlichen Teilungsvorganges das Verhältnis der künftigen Kerne zu den verschiedenen Polen nicht mit Sicherheit zu erschliessen, wenn auch die Figur 16 daraufhin zu deuten scheint, dass der kleine Kern dem spitzen Pole der Teilungsfigur entspricht. Auch haben mich allmählig gewisse Lagebeziehungen zu den Entwicklungsstadien der Aussenzellen zu der Annahme geführt, dass der kleine Kern dem spitzen Pole der Spindel entspricht. Während der heteropolen Mitose wächst in der Regel der Embryo stark in die Länge und dabei vollziehen sich auch die noch ausstehenden Zellteilungen, besonders auch die, welche zur Ausbildung des Kopfes führen. Infolgedessen findet man häufig an dem einen Pol des gestreckten Embryo eine Häufung von Zellen, aus denen bei der Weiterentwicklung und Differenzierung, meiner Ansicht nach, der Kopf hervorgeht (Fig. 11, 13, 17). *Whitman* ist darüber anderer Meinung, worauf wir bei der Besprechung der Embryonalentwicklung zurückkommen werden. In obigen Fällen liegt auf meinen Präparaten der spitze Pol der axialen Spindel diesen künftigen Kopfzellen zugekehrt. Da während der späteren Entwicklungszustände, wenigstens in den meisten Fällen, der kleine Kern, resp. die aus ihm gebildete Zelle, dem Kopfe zugekehrt liegt, so scheint mir auch hieraus die Annahme wahrscheinlich, dass bei der inäqualen Kernteilung der kleine Kern gegen den spitzen, der grosse gegen den stumpfen Pol rückt.

b) *Die endogene Zellbildung.*

Wir haben nun noch auf das Schicksal der beiden ungleichen Kerne einzugehen. Aus der Weiterverfolgung ergibt sich mit Sicherheit eine völlige Verschiedenwertigkeit der beiden Kerne: *der grosse Kern ist der dauernde,*

Digitized by Google

vegetative Kern der axialen Zelle, der kleine wird zum Kern der ersten Keimzelle, von der alle weiteren Keimzellen sich herleiten. Da diese letzteren Agameten darstellen, so kann die erste als *Uragamete* bezeichnet werden. Die Zellbildung dieser Uragamete geschieht in der Weise, dass das Protoplasma der Axialzelle sich sehr bald nach der Rekonstruktion der Kerne um den kleineren zu einer anfangs sehr dünnen und vollkommen homogen erscheinenden Lage verdichtet, die aber bald einen feinen Wabenbau erkennen lässt (Fig. 17). Auf diese Weise entsteht *endogen,* also im Protoplasma der Mutterzelle eine Tochterzelle, die erste Uragamete, welche nun wie die weiteren Abkömmlinge in der axialen Mutterzelle liegen bleibt. Eine derartige endogene Zellbildung ist heute nur noch für wenige vielzellige Tiere mit Sicherheit erwiesen. Bei den Dicyemiden ist sie zuerst von *Ed. van Beneden* (1876), dann von *Whitman* (1882) angegeben worden. Während aber *Ed. van Beneden* (1876) der Ansicht war, dass auch der Kern dieser Zelle *endogen* (besser *neoplastisch*) entstünde, hat *Whitman* beobachten können, dass derselbe durch eine mitotische Teilung entsteht, deren Eigenart (*Heteropolie*) er allerdings nicht erkannt hat. In Bezug auf die Bildung des Protoplasmas der Uragamete stimmen sowohl die Beobachtungen dieser beiden Forscher als auch die meinigen miteinander überein. In ähnlicher Weise wie bei *Dicyemiden* scheint nach den Untersuchungen von *Caullery* und *Mesnil* (1901) auch bei den nahverwandten *Orthonectiden* eine derartige Zellbildung vorzukommen, worauf wir bei der Besprechung der Verwandtschaftsbeziehungen zurückzukommen haben. Diese Forscher haben auch schon hingewiesen auf die ähnlichen Vorgänge bei der Sporenbildung der Myxosporidien.

Schon während der Teilung, in höherem Grade aber nach derselben, resp. nach der Entstehung der ersten Agamete, wächst der Embryo stark in die Länge, was bei der Axialzelle am meisten ins Auge fällt. Ihr Protoplasma wird durch dieses Wachstum, wobei jedenfalls Flüssigkeitsaufnahme eine grosse Rolle spielt, sehr grobwabig. Die Waben sind meist von verschiedener Grösse und anfangs quer zur Längsaxe der Zelle gestellt. Den grobwabigen Bau behält die Axialzelle dauernd bei, nur werden die Wabenräume im späteren Alter bei dem kolossalen Wachstum der agameti-

Digitized by Google

schen Dicyemiden immer grösser, Verhältnisse, die ja auch *Ed. van Beneden* (1876) und *Whitman* (1882) schon richtig beschrieben haben, abgesehen davon, dass sie den Wabenbau für ein netzartiges Gerüst hielten. Bei dem besprochenen Wachstum des Embryos kommt es auch zur definitiven Zahl der Aussenzellen, die dann an ihrer Oberfläche Wimpern ausbilden und sich in Polar- und Rumpfzellen differenzieren. Sobald dieser Embryo sein Elterntier verlassen hat, haben wir ein junges, agametisches Dicyemid vor uns genau wie die, welche den Ausgangspunkt unserer Darstellung gebildet haben.

c) *Heteropolie und qualitativ ungleiche Kernteilung.*

Ehe wir nun die weiteren Vorgänge bei der Fortpflanzung zur Darstellung bringen, wollen wir zum Schlusse dieses eingeschobenen Kapitels nochmals auf die beschriebene inäquale Kernteilung unsern Blick wenden. Ich habe bisher diese eigenartigen Vorgänge beschrieben, ohne auf ihre Bedeutung für die Teilungsmechanik und das Entwicklungsgeschehen näher einzugehen und sie mit andern Beobachtungen zu vergleichen.

Fassen wir zunächst die heteropole Teilungsfigur und ihre Bedeutung für die Teilung in's Auge, so werden wir ohne weiteres zu dem Schlusse geführt, *dass in dieser Spindel die verschiedenen Kräfte morphologisch zum Ausdruck gekommen sind, die auch zur inäqualem Teilung führen.* Die von den Vertretern der dynamischen Zellteilungslehre für gewisse Fälle, wie z. B. die Ascarisblastomeren geforderte *Heterodynamie* (*Ziegler*, 1898) ist hier sichtbar geworden, sie ist durch eine *Heteropolie* der Spindelfigur morphologisch realisiert. Schon in meiner vorl. Mitteilung habe ich die Wirkung dieser Spindel mit den von *Goldschmidt* (1902) bei Polystomum beschriebenen Zellteilungsvorgängen verglichen. Durch *Goldschmidt* sind bei Polystomum inzwischen auch durch *Bresslau* (1904) bei Mesostomum und wiederum durch *Goldschmidt* (1905) bei einer zweiten Trematode, Zoogonus mirus, inäquale Zellteilungsvorgange bei der Reifung und Furchung aufgedeckt worden, wobei gleichfalls die heterodynamische Wirkung der beiden Spindelpole sichtbar zum Ausdruck kommt und zwar in diesen Fällen dadurch, dass die Grösse der dabei die Pole einnehmenden

Digitized by Google

Centrosomen der Grösse der bei der Teilung entstehenden Zellen proportional ist. Da in diesen Fällen ausgeprägte Centren — Centrosome im Boveri'schen Sinn — vorhanden sind, so hat *Goldschmidt* dieses Verhalten neuerdings als *Heterocentrie* bezeichnet. Bei diesen Würmern führt die besprochene heterocentrische Teilungsfigur nur zu einer inäqualen Zellteilung, nicht aber auch zu einer inäqualen Kernteilung, wenigstens liegt nicht die geringste Beobachtung vor, die zu einer solchen Annahme berechtigt. Die chromatische Substanz wird gleichartig verteilt.

Anders verhält es sich bei der von *Schaudinn* (1904) aufgedeckten heteropolen Spindel, die bei Trypanosomen zur Ausbildung des sog. Blepharoplasten führt. Diese Spindel ist wie bei Polystomum mit einem eigenen Teilungsorgan ausgestattet, das gleichfalls verschiedene Grösse an den beiden Polen besitzt. Im übrigen ist aber die ganze Spindelfigur so ausgesprochen verschiedenpolig, dass sie wie die von mir bei Dicyemiden beschriebene als einfacher Kegel und nicht wie die gewöhnliche mitotische Figur als Doppelkegel erscheint. Zugleich führt der Teilungsvorgang wie dort zu einer inäqualen Kernteilung und übereinstimmend mit dem Fall bei den Dicyemiden sind auch bei Trypanosoma noctuae die beiden Tochterkerne nicht nur *verschieden gross,* sondern haben auch ausgesprochen *verschiedene Qualität.* Wie schon oben im Text erwähnt, bleibt der grosse Kern der dauernd *vegetative* oder *somatische* Kern der Axialzelle der agametischen Dicyemiden, der kleine wird zum Kern der Uragamete, von der sich alle Keimzellen ableiten; er ist also der *propagatorische* oder *reproduktive* Kern. Bei dem Falle von *Schaudinn* (1904) ist allerdings die Differenz der Kerne eine andere. Der grosse ist der vegetative, mehr weibliche Kern (somatisch + reproduktiv), der kleine oder Blepharoplast der locomotorische oder animale, mehr männliche Kern (gleichfalls somatisch + reproduktiv).

Schon in meiner vorläufigen Mitteilung habe ich daher von einer *erbungleichen Teilung* im Sinne Weismann's gesprochen, da durch dieselbe das somatische Chromatin vom propagatorischen geschieden wird. Mit dem inzwischen bekannt gewordenen Beispiel von Trypanosoma noctuae ist dies der einzige Fall, wo durch den mitotischen Teilungsvorgang direkt

Digitized by Google

eine derartige ungleiche Chromatinverteilung erzielt wird. Dass in diesen Fällen tatsächlich die Mitose eine derartige Wirkung hat, scheint mir unbedingt aus den Beobachtungen geschlossen werden zu müssen. Die Heteropolie (Heterocentrie) der Spindelfigur und die bei Dicyemiden schon in den Metaphasen stark hervortretende ungleiche Grösse der qualitativ verschiedenen Kerne (Fig. 10, 11) lassen keine andere Deutung zu. Bei Trypanosoma erhält dieser Schluss noch eine wesentliche Stütze durch die deutlich verschiedene Grösse der Chromosomen (siehe *Schaudinn*, 1904, Fig. 1). Wenn *Boveri* (1904) den karyokinetischen Apparat auf Grund seiner typischen Ausbildung bei Metazoen und seiner so unvollkommenen Wirkung bei mehrpoliger Mitose nicht für geeignet hält zu einer « differentiellen Chromosomenverteilung », so mag das für die von ihm näher analysierten Fälle bei Metazoen mit homodynamischen Teilungscentren vollkommen zutreffen. Für die Fälle bei Dicyemiden und Trypanosoma können seine Ueberlegungen dagegen nicht gelten und sie brauchen es ja auch nicht. Durch die Ausbildung einer heterodynamischen Teilungsfigur, wodurch also auf beiden Polen unbedingt verschiedene Kräfte wirken und durch das Auftreten von zweierlei schon durch ihre Grösse sehr verschiedene Chromosomen (bei Trypanosoma wenigstens) sind ganz andere Voraussetzungen für die Teilungsmechanik gegeben, als *Boveri* seinen Folgerungen zu Grunde legte. Wenn ich somit auch die Möglichkeit einer differentiellen Chromosomenverteilung im Gegensatz zu *Boveri* für erwiesen erachte, so können dadurch die Folgerungen Boveri's für die Teilungsvorgänge bei Metazoen, für die seine Voraussetzungen zutreffen, ihre volle Geltung behalten.

Boveri konnte für seine Annahme auch geltend machen, dass in den beiden einzigen Fällen, wo bei Metazoen ein verschiedener Chromatinbestand zweier Tochterzellen bekannt ist, diese qualitative Verschiedenheit nicht durch Mitose, sondern auf ganz anderm Wege zu Stande kommt. Diese beiden Fälle sind in der neueren Literatur (*Boveri*, 1904; *Goldschmidt*, 1904) so vielfach besprochen, dass wir wol nicht näher darauf einzugehen brauchen; es ist einmal die von *Boveri* (1892, 1899) entdeckte sogenannte Chromatindiminution bei der Entwicklung von *Ascaris* und dann die von

Digitized by Google

Giardina (1901) beschriebene Eibildung von Dityscus, wo die eine Tochterzelle ausser der Hälfte der Chromosomen noch einen vor der Teilung abgespaltenen chromatischen Ring erhält.

Können diese Beispiele auch nicht zum Vergleich mit der erbungleichen Teilung der Dicyemiden und Trypanosomen angeführt werden, so stimmt doch das Resultat, die qualitativ verschiedene Chromatinverteilung, vollständig damit überein. Auch bei Protozoen ist die Verschiedenwertigkeit zweier Kerne ausser bei Trypanosoma in mehreren Fällen erwiesen, die zum Teil gleichfalls nicht durch erbungleiche Mitose erreicht wird. Bekannt sind schon seit langem die Verhältnisse bei Infusorien mit ihrem Mikronucleus (propagator.) und Makronucleus (somat.). Dazu haben sich in neuerer Zeit Befunde von *Schaudinn* (1903) an Rhizopoden, von *Prowazek* (1904) an Flagellaten (Bodo lacertae) und von *Léger* (1904) an einer Gregarine (Stylorhynchus) hinzugesellt, die alle in diesem Resultat übereinstimmen. *Goldschmidt* (1904) hat bald darauf alle diese Befunde über Verschiedenkernigkeit bei Protozoen und Metazoen im Zusammenhang mit seinen Beobachtungen über den Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen bei Ascaris theoretisch verwertet für die Annahme einer prinzipiellen Doppelkernigkeit. Solche Anschauungen hat auch *Schaudinn* (1904) schon kurz vorher ausgesprochen und auch ich war durch meine Befunde an Dicyemiden und andere, noch nicht veröffentlichte Untersuchungen an Volvocineen zu ähnlichen Auffassungen gekommen. Da dieselben, abgesehen von einigen Punkten, im wesentlichen mit denen *Goldschmidt*'s mehr oder minder übereinstimmen, so begnüge ich mich, hier auf das interessante Schlusskapitel von *Goldschmidt*'s Arbeit (1904), SS. 68-85, zu verweisen (1), zumal ich die Absicht habe, an anderer Stelle im Zusammen-

(1) Inzwischen ist auch ein Referat von Mesnil (*Chromidies et Questions connexes*, Bull. Inst. Pasteur, Vol. III, N° 8, 1905) und der interessante Vortrag von Schaudinn (*Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen*, Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1905) erschienen, worin das Problem des Kerndualismus zusammenfassend behandelt ist. Die Ausführungen des Letzteren stimmen auch mit der Auffassung überein, die ich mir abweichend von Goldschmidt über die Kernduplizität der Trypanosomen gebildet hatte.

Digitized by Google

hang mit einem andern Problem noch ausführlich auch auf diese Fragen zurückzukommen.

2. — Vermehrung und Wachstum der Agameten.

Wir haben die Schilderung der Fortpflanzungsweise der agametischen Dicyemiden an der Stelle unterbrochen, wo in der axialen Zelle die Uragamete gebildet war. Wie schon mehrmals erwähnt, befinden sich auf diesem Stadium die jüngsten Exemplare von Dicyema truncatum, die in der Niere von jungen, frisch inficierten Sepien gefunden werden.

An den weiteren, der Fortpflanzung dienenden Vorgängen ist nun der grosse somatische Kern in keiner Weise mehr beteiligt. Die ganze axiale Zelle mit ihrem grossen Kern dient der Fortpflanzung weiterhin nur noch als Aufenthalts- und Nährzelle für die sich innerhalb ihres Protoplasmas nun bildenden und entwickelnden Keime, resp. Embryonen.

a) *Entstehung der zweiten Agamete.*

Die Vermehrung der Keime vollzieht sich durch fortgesetzte mitotische Zweiteilung der Uragamete (Fig. 19, 20, 21). *Whitman* dagegen ist der Ansicht, dass die zweite Agamete in derselben Weise entstehe wie die erste, indem sich der Kern der Axialzelle nochmals mitotisch teile und dann in gleicher Weise, wie bei der ersten, endogen das Plasma entstände. Er stützt diese Ansicht darauf, dass die zweite Agamete stets an der entgegengesetzten Seite des Kernes zu beobachten sei, dass also, wo zwei Keimzellen vorhanden sind, die eine direkt vor, die andere direkt hinter demselben liege. Bei Dicyema moschatum, Dicyema typus und andern Arten, die er hauptsächlich zu seinen Untersuchungen benutzt hat, sind die Lageverhältnisse in der Regel so, was dadurch zu Stande kommt, dass sofort nach der Teilung die eine der beiden Agameten um den Kern herumwandert, wovon ich mich an einer Reihe von Präparaten mit aller Sicherheit überzeugen konnte. Bei Dicyema truncatum dagegen scheint eine derartige Annahme, wie sie *Whitman* gemacht hat, von vornherein

Digitized by Google

ausgeschlossen, weil bei dieser Form die beiden ersten Keime stets nebeneinander vor dem somatischen Kern liegen, wie das in den Figuren 4, 22, 23, 24, 25, bei denen der ganze Inhalt der Axialzelle wiedergegeben ist, deutlich gesehen werden kann. Der sicherste Beweis für die von mir vertretene Ansicht bezüglich der Entstehung der zweiten Keimzelle ist natürlich die Beobachtung der mitotischen Teilung der Uragamete, die ich mehrmals machen konnte (Fig. 19, 20, 21). Die Sache ist insofern von Bedeutung, als dadurch zugleich der Beweis geliefert ist für die verschiedene prospective Potenz der beiden inäqualen Kerne oder, um mich in der Weismann'schen Terminologie auszudrücken, der Beweis für die erbungleiche Verteilung des Chromatins bei der ersten heteropolen Kernteilung. Denn nun ist klar, dass der grosse Kern ein rein somatischer, der kleine allein der propagatorische ist. Diese erste Teilung der Uragamete vollzieht sich, nachdem diese ganze Zelle etwa die Grösse des somatischen Kernes erreicht hat. Ihr Protoplasma, das anfangs nur eine sehr dünne, homogen aussehende Schicht um den Kern bildete, weist dann schon eine deutliche, feinwabige Struktur auf. Bei Dicyemennea gracile, Dicyema moschatum und den meisten übrigen Arten findet diese Teilung noch im Embryonalzustand statt. Figur 19 zeigt einen derartigen Embryo von Dicyema moschatum mit der mitotischen Teilungsfigur der Uragamete, die hier dem somatischen Kern noch direkt anliegt. Aus dieser Figur ist auch ersichtlich, dass die erste Keimzelle vor dem Kerne liegt und nicht, wie *Whitman* als Regel angenommen hat, hinter dem Kerne. Immerhin kommt auch letzteres vor. Dass dies das Vorderende ist, geht neben der Form und Lage der Aussenzellen aus der Art der Bewimperung hervor, die bei diesem Embryo schon ausgebildet ist. Wie nämlich schon *Ed. van Beneden* beobachtet hat, sind die Wimpern am Kopfteil kürzer und dichter als an den Rumpfzellen. Figur 20 zeigt das Endstadium dieses Teilungsvorganges von einem Embryo von Dicyema typus.

Bei Dicyema truncatum dagegen vollzieht sich diese Teilung erst in späterem Stadium nach völliger Entwicklung des Dicyemids in freiem Zustand. Das ganze Tier und mit ihm die Axialzelle und die ihr eingebettete Keimzelle sind in diesem Falle schon bedeutend grösser geworden. In

Digitized by Google

Figur 21 ist ein Teil einer solchen axialen Zelle von Dicyema truncatum abgebildet mit ihrem Kern und der einzigen darin befindlichen Keimzelle, die gerade in mitotischer Teilung begriffen ist. Wir sehen, dass die Keimzelle von dem Kern weiter abliegt als bei dem Embryo von Dicyema moschatum, wo sich Kern und Keimzelle direkt berühren, wir haben es mit einem grösseren, älteren Tier zu tun.

b) *Der Teilungsvorgang der Agameten.*

Im Anschluss hieran wollen wir zunächst den Teilungsvorgang der Agameten näher besprechen, der sich auch bei den weiteren Teilungen der Agameten sowohl, wie bei der Eibildung und der Embryonalentwicklung der agametischen, weiblichen und männlichen Form in prinzipiell gleicher Weise findet. Die Prophasen der Teilung sind äusserst selten zu beobachten; doch boten auch die wenigen Fälle, die ich sah, nichts bemerkenswertes. Die Auflösung des Kernes und die Bildung der Chromosomen vollzog sich in ganz ähnlicher Weise wie bei der oben geschilderten heteropolen Mitose. Was an dortiger Stelle über die Beziehungen der beiden Kernsubstanzen, Plastin und Chromatin, gesagt wurde, gilt auch hier.

Wir wenden uns daher gleich der ausgebildeten Spindelfigur zu (Fig. 26 u. 27). Die Aequatorialplatte zeigt auch hier die gleichen Verhältnisse wie bei der heteropolen Spindel. In der gleichen Weise wie dort scheinen auch hier die Chromosome ungleich gross und wenig individualisiert, da sie durch eine Plastinunterlage mit einander verkittet sind. Also auch hier Zustände, die an die von *R. Hertwig* (1898) beschriebene Mitose bei Actinosphärium erinnern. Auch im Bau der achromatischen Teilungsfigur tritt eine grosse Aehnlichkeit mit Actinosphärium hervor, indem wie bei diesem Heliozoon auch hier auf allen Stadien der Teilungsfigur der wabige Bau des Protoplasma's — *Hertwig* spricht allerdings dort stets von einem netzartigen Bau — deutlich zu sehen ist. Aehnlich verhält es sich bei den Mitosen von Trichosphärium nach *Schaudinn* (1899). Wie dort erscheint auch hier von der Polansicht die Aequatorialplatte als runde Scheibe, wo in dem Knotenpunkte eines feinwabigen Gerüstes die Chromo-

Digitized by Google

somen eingelagert sind (Vergl. die Blastomere auf Figur 9, links, die eine Aequatorialplatte in Polansicht zeigt).

Allerdings besteht gegenüber Actinosphärium und Trichosphärium insoweit ein grosser Unterschied, als dort der Kern überhaupt nicht aufgelöst wird, die ganze Differenzierung, die das Bild der achromatischen Teilungsfigur hervorruft, also nur am Kernplasma auftritt. Bei unserm Objekt betrifft sie dagegen die ganze Zelle; die Spindel erscheint als breiter Cylinder, der die Zelle von einem Ende bis zum andern durchsetzt (Fig. 21, 26, 27). Differenzierungen an den Polen irgend welcher Art (Polplatten, etc.) vermochte ich in keiner Weise nachzuweisen. Die ganze Teilungsfigur ist nur der Ausdruck der infolge irgend welcher Kräfte oder Stoffumsätze parallel gestellten Wabenreihen, was gerade bei der Teilungsfigur der Agameten besonders deutlich zu beobachten ist.

Derartige rein cylindrische Spindeln ohne irgend welche Centren sind meines Wissens bisher hauptsächlich bei pflanzlichen Objekten beschrieben worden, z. B. von *Ikeno* (1898) bei Cycas. Unter den Protozoen bieten die Befunde von *Borgert* (1901) bei der Mitose von Aulacantha eine ziemlich weitgehende Uebereinstimmung. Auch bei dieser Radiolarie wird der Kern aufgelöst und die — allerdings nur wenig deutlich hervortretende — achromatische Figur bildet einen Cylinder, der im Gegensatz zu dem der Dicyemiden freilich nur sehr kurz ist, da er nicht einmal die ganze Centralkapsel durchsetzt. Die sogenannten Spindelfasern treten wenig hervor und sind stets durch Querwände miteinander verbunden.

Im Verlauf des weiteren Teilungsvorganges teilt sich die Aequatorialplatte in zwei Tochterplatten. Auf diesem Stadium erscheint die Spindel zwar noch als deutlicher Cylinder, doch zieht sich derselbe nicht mehr durch die ganze Zelle hindurch, da an den beiden Polen die Parallelrichtung der Waben schon rückgebildet ist, sodass hier die sog. Spindelfasern in die gewöhnliche Anordnung der Wabenwände übergehen (Fig. 28).

Auf einem noch weiteren Stadium beginnt der gewöhnliche Zustand des Wabenbaues direkt an den beiden Tochterplatten (Fig. 29). Nur zwischen diesen findet sich das Protoplasma noch zu Spindelfasern angeordnet. Einzelne Chromosomen sind auf diesem Stadium kaum mehr zu erkennen; sie

Digitized by Google

liegen mehr oder minder miteinander verbacken in einer einheitlichen Lage von Plastin. Die ganze Zelle hat sich schon beträchtlich in die Länge gestreckt und zeigt in der Mitte schon die Einschnürung zur beginnenden Teilung. Figur 30 zeigt dieselbe schon ziemlich weit vorgeschritten, die beiden Tochterplatten sind ganz an die entgegengesetzten Pole gerückt, stehen aber noch durch Spindelfasern mit einander in Verbindung, die jedoch nicht mehr durchgehend parallel sind, sondern in der Mitte, der Zelleinschnürung entsprechend, leicht convergieren.

Aus dem ganzen Bau und Verhalten der sog. achromatischen Teilungsfigur bei dieser Mitose lässt sich meiner Ansicht nach eine ziehende oder stemmende Wirkung der sog. Spindelfasern völlig ausschliessen. Vor allem erscheinen die Bilder der Metaphase (Fig. 28, 29, 30) mit der Vorstellung einer ziehenden Wirkung ganz unvereinbar. Aber auch die Annahme einer stemmenden Wirkung ist nicht zulässig, handelt es sich bei dieser Teilungsfigur doch gar nicht um differenzierte Fasern, sondern nur um parallel gestellte Wabenreihen, die durch die Annahme nicht zu leugnender Stoff- und Kraftwechselvorgänge in den Bahnen dieser Wabenwände ihre Erklärung finden können, wie das von Vertretern der dynamischen Teilungstheorie, *Bütschli* (1892, 1903), *Rhumbler* (1899), *Veydowsky* und *Mrazek* (1903) genauer ausgeführt worden ist.

Das Resultat dieser Agametenteilung sind gleiche Tochterzellen. Figur 31 zeigt die beiden Tochterzellen direkt nach der Durchschnürung; eine besondere Zellmembran ist auf den einander zugekehrten Seiten noch nicht vorhanden, d. h. die Aussenwand der Waben ist hier noch nicht verdickt. Die beiden Kerne befinden sich in Rekonstruktion, doch ist die Auflockerung und Vakuolisierung noch nicht weit vorgeschritten; die einzelnen Chromatinelemente scheinen noch ähnlich wie bei den Metaphasen in einer allerdings schon grösseren, aber immer noch strukturlosen Plastineinlage eingebettet. Ueber die beiden in jeder Tochterzelle seitlich in einem kleinen, hellen Hofe liegenden Chromatinkörnchen vermag ich nichts näheres auszusagen. Vielleicht sind es ähnliche Gebilde wie die accessorischen Chromosomen, die von der Spermatogenese der Insekten her bekannt sind, oder vielleicht Centrosomen, die nur bei diesen Teilungen nicht in Funktion

Digitized by Google

treten und so durch alle Zellgenerationen mitgeführt werden. Ein zweiter seltener Befund von einer Agametenteilung ist in Figur 32 wiedergegeben, nämlich eine Art Zwischenplatte bei der Durchschnürung der Zelle. Ich habe denselben nur einmal angetroffen in einem Präparate von Dicyema typus. Unten liegt der noch ganz kompakte Tochterkern, daneben ein stark gefärbtes Körnchen in hellem Hof. Der Kern der oberen Zelle ist nicht sichtbar, er lag in einem anderen optischen Schnitt.

c) *Die Wachstumsperiode der Agameten.*

In der hier geschilderten Weise vollzieht sich, wie schon oben bemerkt, nicht nur die Teilung der Uragamete, sondern auch die aller weiteren Keime, wie denn auch die Abbildungen zum Teil von solchen späteren Agameten stammen. In der Regel wird zunächst die Zahl der Agameten in der Axialzelle dadurch mehr oder minder beträchtlich vermehrt, ehe sich einige derselben zu jungen Dicyemiden entwickeln. Mit dieser Vermehrung geht Hand in Hand eine Wachstumsperiode der einzelnen Agameten, wobei sich selbst gleichalterige Keime auffallend verschieden verhalten. Dieses verschiedene Verhalten kann sich schon bei den ersten beiden Agameten zeigen.

Auf den Figuren 4, 23, 25 sind die beiden ersten Agameten ziemlich gleich. Weder im Bau ihrer Kerne noch in ihrem Verhältnis von Kern und Protoplasma und der Färbbarkeit des Protoplasma's lässt sich ein Unterschied bemerken. Anders verhält es sich schon bei den beiden ersten Keimzellen, die in Figur 24 dargestellt sind. Hier ist der obere Agamet nicht nur grösser, sein Protoplasma ist auch etwas dunkler gefärbt, während sie im Bau der Kerne einander gleichen. Auf die im Protoplasma vorhandenen chromatischen Körner (Chromidien) werde ich später zu sprechen kommen. Ganz auffallend ist der Unterschied der beiden Keime auf Figur 22, die bei derselben Vergrösserung gleich Figur 23 den Inhalt der Axialzelle eines verhältnismässig sehr jungen Individuums wiedergiebt. Dieser Unterschied prägt sich im Bau des Kernes, im Kern-Plasmaverhältnis und der Färbbarkeit, resp. Dichtigkeit ihres Protoplasma's aus. Die untere Agamete ist klein,

Digitized by Google

besitzt einen verhältnismässig grossen, bläschenförmigen Kern mit einem chromatinreichen Nucleolus und ein dunkler färbbares, engwabigeres Protoplasma; die obere dagegen ist etwa doppelt so gross, ihr Kern ist verhältnismässig klein, das Chromatin durch das ganze Wabenwerk verteilt, das Protoplasma im Verhältnis zum Kern gross, etwas weitmaschiger und heller gefärbt.

Auch in den folgenden Abbildungen (Fig. 33, 34, 35) ist die Verschiedenartigkeit der Agameten desselben Individuums stark ausgebildet. So gewähren z. B. die 8 Agameten in Figur 33, abgesehen von den beiden unteren, alle ein verschiedenes Aussehen, das auf dieselben Elemente zurückzuführen ist wie bei den eben genauer besprochenen. Aehnlich ist es auf Figur 35, wo besonders die oberste durch ihren grossen Kern, ihr helles Protoplasma und ihre Grösse hervorsticht.

Ich verzichte darauf, einen ganzen Cyklus von den Plasma- und Kernveränderungen während des Wachstums der Agameten zusammenzustellen. Auf Grund der zu beobachtenden Verhältnisse, wäre dies zwar nicht schwierig, doch käme dabei nur eine mehr oder minder künstliche Reihenfolge heraus, einmal aus dem Grunde, weil diese Veränderungen nicht am lebenden Materiale zu beobachten sind und dann, weil das von vornherein verschiedene Verhalten der einzelnen Agameten eine Erschliessung der Reihenfolge aus den Präparaten unmöglich macht. Dieses frühzeitige verschiedene Verhalten führt geradezu zu der Annahme, dass diese Veränderungen beim Wachstum bei den einzelnen verschieden verlaufen. Ich begnüge mich daher mit der Konstatierung dieser Veränderung der Agameten während der Wachstumsperiode und mit der Feststellung, dass diese Veränderung einmal die Dichte des Protoplasmas, vor allem aber, und dies scheint mir das wichtigste, das Verhältnis von Kern und Protoplasma (*R. Hertwig*, 1903, *a* u. *b*) und die Verteilung des Chromatins im Kern betrifft. Was diese Kernveränderungen anlangt, so gehören dieselben offenbar in die Kategorie der vegetativen Kernveränderungen, wie sie *Schaudinn* (1899) bei Trichosphärium benannt hat. Auf diese Vorgänge hat zuerst *R. Hertwig* (1898) bei Actinosphärium näher hingewiesen, an Metazoeneiern wurden sie hauptsächlich von *Carnoy* und *Lebrun*, *Hartmann* (1902), *Günther*

Digitized by Google

(1903) und *Lubosch* (1902) genauer beschrieben. Auch bei den Agameten der Dicyemiden bestehen sie im wesentlichen in einem Wechsel von Ansammlung der chromatischen Substanz zu einem grösseren Nucleolus (Amphinucleolus nach *Waldeyer* [1902]) und Verteilung derselben über die Kernwaben, resp. an die Kernmembran, wo gerade in unserm Falle das Chromatin häufig ausgebreitet erscheint.

Diese vegetativen Kernveränderungen stehen offenbar in Beziehung zu wichtigen funktionellen Vorgängen im Leben der Zelle. Das Gleiche dürfte auch für das Kernplasmaverhältnis zutreffen, dem neuerdings *R. Hertwig* (1903, *a* u. *b*) namentlich auf Grund von Beobachtungen und Experimenten an Protozoen eine grosse Rolle im Leben resp. für das Schicksal der Zelle zuweist. Eine derartige wichtige Bedeutung dieses Verhältnisses lässt sich auch in unserm Falle erschliessen, indem vor allem ein bestimmtes Kernplasmaverhältnis und ein bestimmter Kernzustand neben der relativen Grösse der Zelle dafür massgebend erscheint, ob eine Agamete sich weiter in Agameten teilt oder ob sie sich zu einem Dicyemid entwickelt.

Durch Vergleichung dieser Verhältnisse an mehreren Hunderten von Agameten wurde ich zur Annahme geführt, den Zustand der Zelle, wie ihn die oberste Agamete auf Figur 35 aufweist, für ausschlaggebend zu halten zu letztgenannter Bestimmung. Dieser Zustand drückt sich aus in einem verhältnismässig grossen Kern, in dem fast alle chromatische Substanz im Amphinucleolus angesammelt ist. Auch *Whitman* beschreibt einen ähnlichen Zustand der Agameten als Reifezustand. Die einzelnen Chromatinpartikel im Protoplasma (Chromidien) dieser Zelle sind dabei von nebensächlicher Bedeutung. Auf ihr Auftreten und Schicksal werden wir später zu sprechen kommen.

Durch die unter Umständen so frühzeitig auftretende Verschiedenartigkeit im Bau der Agameten ist die Tatsache bedingt, dass auch schon sehr frühzeitig die Entwicklung einzelner Agameten zu jungen agametischen Individuen einsetzen kann. So vermag auffallenderweise von den beiden ersten Keimen die eine schon zur Embryonalentwicklung zu schreiten, während die andere noch ungeteilt zurückbleibt, um später die weiteren Agameten zu liefern. In Figur 36 ist ein derartiger Fall abgebildet. Wir

Digitized by Google

sehen den ganzen Inhalt der Axialzelle; ihren somatischen Kern, eine ungeteilte Agamete und das Dreizellenstadium eines agametischen Embryos. Den Grund zu diesem auffallend verschiedenen Verhalten der beiden Keimzellen erblicke ich in dem verschiedenen Zustand der beiden Keime, der in den oben besprochenen Verhältnissen sich ausprägt und in diesem Falle schon sehr bald eingetreten ist. Warum allerdings die eine der beiden doch unbedingt mit gleicher Potenz ausgestatteten Zellen so rasch in den Reifezustand gerät und die andere nicht, ist aus der Beobachtung nicht zu erschliessen. Sind verschiedene Ernährungsbedingungen, veilleicht hervorgerufen durch die Lage zu den Aussenzellen oder bestimmten Teilen derselben dafür massgebend, oder kommt noch eine, wenn auch noch so geringe Verschiedenheit im Plasma der beiden Tochterzellen hinzu? Bei der grossen Bedeutung, die diesen Verhältnissen für die Physiologie der Fortpflanzung und Entwicklung zukommt, habe ich lebhaft bedauert, dass eine Züchtung der Dicyemiden nicht geglückt ist, wodurch wenigstens der Versuch einer expefimentellen Untersuchung dieser interessanten Verhältnisse möglich gewesen wäre.

Eine derartig frühe Entwicklung einer Agamete, wie sie in Figur 36 geschildert ist, ist allerdings nicht sehr häufig. In der Regel werden 8 und mehr weitere Agameten gebildet, ehe einzelne von ihnen den für die Embryonalentwicklung nötigen Reifezustand erreicht haben. Siehe Figuren 33, 34 u. 35. Wenn aber *Whitman* angiebt, dass bei den ungeschlechtlichen Individuen stets erst nach einer solch reichlichen Agametenbildung die Embryonalentwicklung einzelner Keimzellen beginne, so stimmt diese Angabe, wie schon aus dem oben beschriebenen Fall hervorgeht, nicht. Es lässt sich vielmehr feststellen, dass auf allen Stadien der Agametenbildung die Embryonalentwicklung einer oder mehrerer Agameten einsetzen kann, dass also in dieser Beziehung die grösste Mannigfaltigkeit herrscht. Das ist leicht verständlich durch die Annahme, dass je nach den äusseren und inneren Bedingungen zu den verschiedensten Zeiten bei den einzelnen Keimen der innere Bedingungszustand für die zur Vermehrung oder die zur Embryonalentwicklung führende Teilung hervorgerufen wird.

Von Interesse ist dabei die Wahrnehmung, dass bei frischer Infektion,

Digitized by Google

also in jüngeren Wirtstieren, die Agameten sich viel früher und häufiger zur Embryonalentwicklung anschicken, als in grösseren Wirtstieren, wo ältere agametische Individuen und spätere agametische Generationen anzutreffen sind. In jüngeren Wirtstieren sind die Dicyemiden noch nicht sehr gross. Die grösseren von ihnen beherbergen etwa 10-20 Agameten und etwa ebensoviel Entwicklungstadien agametischer Individuen. Die Zahl der Agameten entspricht also ungefähr der Zahl der Embryonen in der gleichen Axialzelle und dies Verhältnis trifft beiläufig für alle Individuen also auch die kleineren zu. Bei älterer Infektion hat sich dagegen das Verhältnis ausserordentlich verschoben : bei älteren Tieren, die ja eine bedeutende Grösse erreichen können, ist die Zahl der Agameten meist beträchtlich gross — Zahlen von 100-200 sind häufig, besonders bei Dicyemennea gracile — dagegen die der Entwicklungsstadien nur sehr gering. Bei jüngeren Individuen mit etwa 20 Agameten ist entsprechend überhaupt selten einmal ein Embryo anzutreffen. Aus diesen Beobachtungen lässt sich der Schluss ziehen, dass bei späteren agametischen Generationen resp. in alten Individuen die Agameten vielfach nicht mehr den zur Embryonalentwicklung nötigen Reifezustand zu erreichen vermögen. Ihr weiteres Schicksal werden wir später noch näher kennen lernen.

3. — Vegetative Chromidien bei Agameten.

Schon bei der Darstellung der verschiedenen Wachstumszustände der Agameten haben wir in manchen Zellen (Fig. 35) chromatische Körner im Protoplasma kennen gelernt, deren Besprechung wir auf dieses Kapitel verschoben haben. Vor allem möchte ich betonen, dass ich diese Körner für die gleichen Gebilde erachte, die *R. Hertwig* auf Grund seiner Beobachtungen an Actinosphärium und Rhizopoden mit dem Namen *Chromidien* (Chromidialapparat) belegt hat. Diese Chromidien treten nicht bei allen Agameten auf. Vielmehr lässt sich konstatieren, dass bei Dicyemiden aus manchen Tintenfischen keine Spur von Chromidienbildung wahrzunehmen ist. In Fällen dagegen, wo Chromidien zu beobachten sind, finden sie sich bei fast allen Individuen, die zusammen im gleichen Wirte leben, in mehr

Digitized by Google

oder minder reichlichem Masse. Da nun anzunehmen ist, dass die Lebensbedingungen im gleichen Wirt so ziemlich für alle darin vorkommenden Individuen dieselben sind, so wird man zu dem Schluss geführt, dass das Auftreten von Chromidien in den Agameten von den äusseren Lebensbedingungen abhängig ist.

Dass die im Protoplasma der Agameten auftretenden Gebilde aus chromatischer Substanz bestehen, deutet einmal schon ihre Färbbarkeit an. Da mir lange Zeit eine genügende Färbung nur mit der Heidenhain'schen Eisen-Hämatoxylinmethode gelang, konnte aus der gleichen Färbbarkeit des Kernchromatins und dieser Gebilde im Plasma allerdings nicht auf ihre Identität geschlossen werden, da ja von dieser Methode bekannt ist, dass sie die allerverschiedenartigsten Dinge in gleicher Weise zu färben vermag. In jüngster Zeit ist mir nun in einigen wenigen Fällen — nach Fixierung mit Sublimat-Alkohol — eine Färbung mit Parakarmin gelungen, die sich stärkeren Vergrösserungen gegenüber — und die sind bei derartigen Untersuchungen unbedingt nötig — wenigstens einigermassen ausreichend erwies. Auch an diesen Karminpräparaten konnte in derselben Weise die Uebereinstimmung der Chromidien mit dem Kernchromatin in ihrem färberischen Verhalten constatiert werden.

Weit wichtiger als das Gleichverhalten gegenüber Farbstoffen ist jedoch der Umstand, dass man den Zusammenhang mit dem Kern, in manchen Fällen auch das direkte Austreten aus demselben, auf den Präparaten beobachten kann. Auf den Figuren 35, 36 u. 45 sind diese Beziehungen der Chromidien zum Kern deutlich zu sehen. Vielfach findet man die Kernmembran durch Anhäufung von chromatischer Substanz an manchen Stellen stark verdickt (Fig. 35, 42, 44). In andern Fällen sieht man kleine Chromatinkörnchen aus dem Kern heraustreten (Fig. 35, 41, 42) die manchmal (Fig. 35, 2. Agam. von oben) sogar ziemliche Grösse besitzen können. Im Plasma findet man dann die chromatische Substanz in verschiedener Weise angeordnet. Einmal in Form eines feinen Chromidialnetzes, wobei das Chromatin in äusserst fein verteiltem Zustand den Wabenwänden eines kleinen Protoplasmabezirkes eingelagert erscheint (Fig. 43, 45, 35, dritte Agamete von oben). Es ist möglich, dass die Bilder

Digitized by Google

mit teilweise verdickter Kernmembran (Fig. 42) als das Uebergangsstadium zu diesem Chromidialapparat aufzufassen sind, indem auf diese Weise der Austritt der fein verteilten chromatischen Substanz aus dem Kern vor sich geht. Am häufigsten kommen die Chromidien in Form von kleineren oder grösseren Chromatinkörnern (Fig. 35, 41, 44) vor. Die Art sowie die Ausdehnung des Chromidialapparates weist grosse Mannigfaltigkeit auf, wie schon aus den oben besprochenen Abbildungen hervorgeht. In manchen Fällen besteht er nur aus einigen wenigen Chromatinkörnern, in andern ist er stark entwickelt und es finden sich Chromatinansammlungen im Protoplasma von der Grösse der Kernnucleolen. Auch in dieser Beziehung lässt sich eine Abhängigkeit von den äusseren Lebensbedingungen nachweisen, indem bei Individuen desselben Wirtes der Chromidialapparat in stärkerer Ausbildung gefunden wird als bei Individuen aus einem andern, während er bei dritten vollständig fehlt, wie schon erwähnt wurde. Ich unterlasse es, alle diese verschiedenen Modifikationen der Chromidienausbildung zur Darstellung zu bringen, da aus den Beobachtungen allein, ohne Zuhilfenahme des Experiments vorderhand doch kein tieferes Verständnis derselben zu gewinnen ist.

Auf eine merkwürdige Ansammlung und Anordnung der Chromidien muss ich zum Schlusse noch hinweisen, die, wenn meine Deutung richtig ist, von grosser Wichtigkeit für die theoretische Verwertung dieser Befunde ist. Man findet nämlich in manchen Agameten einen mehr oder minder grossen Teil der Chromidien an der Peripherie der Zelle gewissermassen in einem kleinen Kern angehäuft, der anfangs nur als eine etwas vergrösserte helle Wabe erscheint (Fig. 44, 45). Indem diese kleine kernartige Blase allmählich alle Chromidien in sich ansammelt, wird sie nach Auftreten einer wabigen Struktur zu einem typischen Kern, der bald mächtig über die Zelle herausragt und ihr fast an Grösse gleichkommt (Fig. 47). Nach aussen ist dieser Kern durch eine deutliche Membran abgegrenzt, während er anfangs auf der Seite, wo er noch mit der Keimzelle in Zusammenhang steht, nur durch sein helleres Plasma und seinen Chromatinreichtum von dem Protoplasma derselben sich abhebt. Nach Ausbildung einer Membran auch an dieser Seite löst er sich von der Keim-

Digitized by Google

zelle ab und liegt nun als Kern in der Axialzelle, wo er als secundärer somatischer Kern derselben weiterfungiert. Dieselbe Entstehung eines Secundärkernes der Axialzelle hat auch *Whitman* angegeben, nur mit dem Unterschied, dass er dabei die Ansicht vertritt, dass die kleine Kernblase, die anfangs nur eine leichte Erhebung der Keimzelle hervorruft, (Fig. 45) durch eine Art Mitose des Kernes gebildet werde, was aber aus seinen Abbildungen nicht hervorgeht (vergl seine Fig. 104 und 105) Dieselben lassen sich vielmehr direkt als Zwischenstadien zwischen meine Figuren 45 u. 46 einreihen. *Whitman* (1882) und ebenso *Keppen* (1892), der auch Aehnliches beobachtet hat, haben allerdings eine ganz andere Meinung über die Bedeutung dieses Vorganges, der zufolge offenbar auch die mitotische Teilung von *Whitman* angenommen wird. Sie betrachten ihn als eine Art Reduktionsvorgang und bringen ihn somit mit der Befruchtung in Beziehung. Dass er damit nicht das geringste zu tun hat, geht aus der obigen Darstellung schon hervor; die echten Reduktionsteilungen sind ferner ganz anders. *Whitman*'s und *Keppen*'s Beobachtungen geben daher, mit meiner Darstellung des Vorgangs verglichen, eine Stütze für dieselbe ab. Wir haben das merkwürdige Resultat, dass aus den Chromidien einer Keimzelle ein zweiter somatischer Kern der Axialzelle geworden ist, von der eben diese ganze Keimzelle selbst durch Abscheidung des propagatorischen Kernes mittels heteropoler Mitose herzuleiten ist.

Dieses Resultat ist von Wichtigkeit für die Beantwortung der Frage, als was die Chromidien bei den beiden Agameten aufzufassen sind. Bei den Protozoen finden sich zwei verschiedene Arten von Chromidien, die zwar morphologisch nicht ohne weiteres auseinander zu halten sind, denen aber eine ganz verschiedene physiologische Bedeutung zukommt. Schon bei der Aufstellung des Chromidienbegriffes hat dies *R. Hertwig* (1902) teilweise betont, später hat *Goldschmidt* (1904) dies ausführlich gezeigt auf Grund der Untersuchungen *Hertwig*'s (1899, 1902 u. 1904) und *Schaudinn*'s (1903, 1904). Es sind das entweder vegetative, funktionelle Chromidien oder Geschlechts-, propagatorische Chromidien. Für letztere hat *Goldschmidt* den Namen « Sporetien » vorgeschlagen, doch scheint mir derselbe nicht glücklich gewählt und ich ziehe daher vor, den Namen « Chromidien » für

Digitized by Google

beide Arten zu benutzen und sie nur durch die Zusätze *somatische* (gleichbedeutend mit *vegetativ, funktionell, trophisch*) und *propagatorisch* (*reproduktiv, geschlechtlich*) von einander zu unterscheiden (1). Nach dem obengeschilderten Schicksal der Chromidien der Agameten bei den Dicyemiden kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselben einen rein somatischen Chromidialapparat darstellen. Dafür spricht ausserdem noch in hohem Grade der Umstand, dass das Vorkommen von Chromidien bei Dicyemiden an gewisse Wirtstiere gebunden ist, woraus sich, wie oben näher ausgeführt, auf einen Einfluss äusserer Lebensbedingungen schliessen lässt. Das stimmt aber auf's beste überein mit den Experimenten *R. Hertwig*'s (1904) an Actinosphärium, wo das Auftreten somatischer Chromidien experimentell durch äussere Lebensbedingungen (Hunger) hervorgerufen werden konnte.

4. — Die Entstehung der secundær-vegetativen Kerne der Axialzelle.

Im vorigen Kapitel haben wir eine Entstehungsweise von Secundärkernen der Axialzelle kennen gelernt, die, abgesehen von geringen Unterschieden auch *Whitman* in ähnlicher Weise dargestellt hat. Im Gegensatz zu *Whitman* habe ich zu zeigen versucht, dass dieser secundäre Kern nicht durch eine Art Mitose entsteht, und nichts mit einer Reductionsteilung zu tun hat, sondern dass er sich aus den somatischen Chromidien der Keimzelle herausdifferenziert, wozu auch die Beobachtungen *Whitman*'s, der ja von Chromidien bei dem dermaligen Stand der Wissenschaft noch nichts wusste und mit den optischen Mitteln seiner Zeit auch derartiges kaum beobachten konnte, recht gut übereinstimmen.

Ausser dieser auch von *Whitman* und *Keppen* angegebenen Entstehung von secundären Kernen giebt es aber noch eine zweite, nämlich durch eine mehr oder minder ungleiche Amitose des ursprünglichen somatischen Kern's. Auch ich habe lange Zeit gleich den beiden früheren Beobachtern die

(1) In ähnlicher Weise haben dies inzwischen auch *Mesnil* und *Schaudinn* in den S. 35, Anmerkung, erwähnten Referaten getan.

Digitized by Google

Bildung der Sekundärkerne aus den Agameten für die einzig vorkommende gehalten. Erst kurz vor Abschluss meiner Untersuchungen habe ich dann Fälle beobachtet, die eine Amitose des ursprünglichen Kernes deutlich zeigten, und nach erneuter Untersuchung bin ich zur Ueberzeugung gekommen, dass dieser letzte Modus weitaus der verbreitetere ist, wenigstens bei jüngeren, agametischen Individuen resp. Generationen. In Figur 48 ist eine derartige Amitose des Primärkernes der Axialzelle deutlich dargestellt. Dieser Kern stammt aus einer Zelle, die ausserdem noch 8 Agameten enthielt. Ein Blick auf die Abbildung zeigt den Vorgang besser als jede Beschreibung. Bemerken will ich, dass das Chromatin bei diesem Kern in Form von einzelnen Körnern auf den Knotenpunkten des Gerüstes (richtiger des Wabenwerkes) zerstreut liegt, dass ausserdem im grösseren Teilstück derselben ein Plastinnucleolus vorhanden ist, der nur noch ein kleines Chromatinkorn enthält. Auf Figur 23 ist der Vorgang der Amitose noch weiter vorgeschritten, an der Einschnürungstelle hat sich eine noch nicht sehr ausgeprägte einfache Membran gebildet. Dass diese zwei Kerne nur durch Amitose des Primärkernes entstanden sein können, geht nebenbei auch noch daraus hervor, dass die Abbildung von einem jungen agametischen Individuum stammt, bei dem erst zwei Agameten gebildet waren, die keinerlei Chromidien aufwiesen. Dasselbe gilt für den Secundärkern der Figur 34, wo ausserdem noch 8 chromidienfreie Agameten vorhanden sind. Dagegen erscheint es bei den beiden somatischen Kernen der Figur 35 zweifelhaft, ob der Secundärkern (links) durch Amitose entstanden ist, oder ob er aus den Chromidien der dabeiliegenden Agamete sich differenziert hat. Mir scheint auch in diesem Falle das erstere zuzutreffen. Für die junge Dicyemennea gracile, bei der sogar 4 Secundärkerne zu sehen sind (Fig. 3), dürfte unstreitig nur die Entstehung durch Amitose in Frage gekommen sein. In der Axialzelle befinden sich ausser den 5 somatischen Kernen erst 3 Agameten, die beiden hinteren sind offenbar gerade aus einer Teilung hervorgegangen, während die vordere noch ungeteilt ist.

Wodurch diese Vermehrung der somatischen Kerne hervorgerufen wird und weshalb diese Vermehrung in dem einen Falle durch Amitose des Primärkernes, im andern durch Absonderung der somatischen Chromidien

Digitized by Google

der Keime sich vollzieht, lässt sich leider aus den Beobachtungen nicht direkt erschliessen. Doch scheint die oben besprochene Beziehung der Chromidienausbildung zu äusseren Lebensbedingungen neben unbekannten inneren Bedingungen auch hierbei eine Rolle zu spielen. Dagegen lässt sich der Zweck dieser Kernvermehrung leicht einsehen. Durch das kolossale Wachstum der Axialzelle, das mit dem Wachstum der ganzen Tiere Hand in Hand geht, reicht offenbar der eine Kern nicht mehr für die zu leistenden Funktionen der Riesenzelle aus, daher die Notwendigkeit weiterer somatischer Kerne. Es ist möglich, dass das Wachstum der Zelle zugleich als Auslösungsursache oder Reiz zur Amitose des Primärkernes resp. Chromidienausbildung wirkt. Eine Analogie hiezu bieten in gewissen Sinne die Befunde *Goldschmidt*'s (1904) bei den grossen lebhaft funktionierenden Zellen von Ascaris.

Bei den oben besprochenen Beispielen für Amitose der somatischen Kerne haben wir schon gesehen, dass die Vermehrung der somatischen Kerne schon bei sehr jungen Individuen vorkommt, bei denen erst 2 (Fig. 23), 3 (Fig. 3), 4 und 8 Zellen (Fig. 35, 34) ausgebildet waren. Alle diese Individuen waren agametische Dicyemiden, deren Agameten sich ausschliesslich wieder zu agametischen Dicyemiden entwickeln. In diesem Punkte sprechen meine Beobachtungen gegen die Angaben *Whitman*'s, wonach Secundärkerne nur in sog. rhombogenen Individuen entstehen, die nach meinen Untersuchungen Individuen darstellen, deren Agameten sich zu Weibchen, resp. Männchen entwickeln. *Whitman* giebt an, dass bei solchen Individuen erst nach der Entstehung von 8 Keimen die Bildung von Secundärkernen, die er in diesem Falle *Paranuclei* nennt, beginne und zwar bei jedem der 8 Keime, die sich darauf zum sog. Germogen entwickeln. Wie schon erwähnt, ist er geneigt, in dieser Kernbildung eine Art Reduktionsvorgang zu sehen und er wie *Keppen* vermuten hier einen Befruchtungsvorgang. Dass das nicht der Fall ist, geht einmal aus der obigen genaueren Darstellung der Kernbildung hervor, andrerseits durch die Auffindung von typischen Eireifungs- und Befruchtungsvorgängen an ganz anderer Stelle des Entwicklungskreises, wie ich das schon in meiner vorläufigen Mitteilung gezeigt habe und was an späterer Stelle aus-

Digitized by Google

führlich geschildert werden wird. *Keppen* hat allerdings an dieser Stelle auch Befruchtungserscheinungen zu beobachten geglaubt. Die Abbildung aber, die er davon giebt, lässt, wie alle seine Figuren, auf schlechte Präparate schliessen und widerspricht seinen eigenen Angaben über die von ihm beim Männchen richtig gesehenen Spermatozoen. Was er in seiner Figur 69 als eindringendes Spermatozoon abgebildet hat, stimmt in keiner Weise mit den von ihm im Männchen richtig gesehenen Spermatozoen überein. Es handelt sich offenbar nur um ein Kunstprodukt, vermutlich ein Krystall.

Whitman legte seiner Darstellung der Paranucleibildung noch in anderer Beziehung eine Bedeutung bei. Nach ihm bildet das Auftreten secundärer Kerne in der Axialzelle ein Kriterium dafür, ob ein Dicyemid sog. primär oder secundär nematogen sei. Nur den rhombogenen resp. secundär-nematogenen Individuen kämen Secundärkerne zu. Nach meiner Beobachtung, dass Secundärkerne bei ächt primärnematogenen Individuen — denn nur um solche handelt es sich bei unserer ganzen bisherigen Darstellung — vorkommen und zwar auf den verschiedensten Stadien der Entwicklung, kann das Vorhandensein der secundären Kerne nicht als Kriterium in der von *Whitman* angegebenen Weise gelten. Allein schon der Umstand dass auf einem Stadium, wo erst zwei (Fig. 23) oder drei (Fig. 3) Keime gebildet sind, schon Secundärkerne und zwar auf ganz andere Weise, durch Amitose des Primärkernes entstanden sind, genügt, um die Haltlosigkeit dieses Kriteriums zu zeigen. Die Frage, wie die sog. nematogenen und rhombogenen Formen mit einander zusammenhängen, muss also auf ganz andere Weise entschieden werden, worauf wir noch zurückkommen werden.

5. — Entwicklung der agametischen Individuen.

Bei den Wachstumsveränderungen der Agameten haben wir gesehen, dass zur Entwicklung der Agameten ein ganz bestimmter Reifezustand erforderlich ist, der von den einzelnen Agameten zu ganz verschiedenen Zeiten erreicht werden kann. Dieser Zustand war für Dicyema trunca-

Digitized by Google

tum erkenntlich durch einen verhältnismässig grossen Kern mit grossem Amphinucleolus und ein helles Protoplasma, wie es etwa in Figur 35 die oberste Agamete zeigt. Hat eine Keimzelle diesen Zustand erreicht, dann beginnen direkt die Teilungsvorgänge, die zur Embryonalentwicklung führen. Nie liessen sich zuvor irgendwelche Vorgänge beobachten, die als Reifeerscheinungen aufgefasst werden können. Ueberzeugt von der grossen Bedeutung, welche diese Frage für die Auffassung dieser Fortpflanzungsweise und somit zugleich für die Auffassung des ganzen Entwicklungskreises und der systematischen Beziehungen der Dicyemiden besitzt, habe ich während der 4 Jahre immer wieder mein Augenmerk auf diesen Punkt gerichtet, und ich glaube, dass bei der verhältnismassig grossen Zahl von Fällen, in denen ich vor der Befruchtung Reifeerscheinungen beobachten konnte, mir dieselben auch an dieser Stelle nicht entgangen wären, wenn sie überhaupt vorhanden wären. Ganz in derselben Weise wie bei der Vermehrung teilt sich die reife Keimzelle, nur mit dem Unterschiede, dass die Tochterzellen nun im Zusammenhang bleiben und durch weitere Teilung einen Embryo bilden. Sonach sind diese Keimzellen als rein ungeschlechtliche Keimzellen aufzufassen und nicht als parthenogenetische Eier. Das wäre aber der einzige Fall bei allen vielzelligen Tieren, wo eine derartige ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Einzelzellen (Agameten) vorkommt und die Auffindung derselben gab mir denn auch die Veranlassung zu der Benennung dieser bei Protozoen und Pflanzen allgemein vorkommenden Fortpflanzungsweise als *agametische* (*Hartmann*, 1904). Die ungeschlechtlichen Keimzellen werden danach Agameten und die Fortpflanzungsweise Agamogonie benannt.

Die Teilungsvorgänge, die zur Embryonalentwicklung führen, gleichen vollständig denen, die wir bei der Vermehrung der Agameten kennen gelernt und bei dieser Gelegenheit eingehend beschrieben haben. Ich kann daher einfach auf die dort gegebene Darstellung verweisen. Das Resultat des ersten Teilungsschrittes ist ein Zweizellenstadium, dessen beiden Zellen ich in Uebereinstimmung mit *Ed. van Beneden* anfangs für völlig gleich halte (Fig. 31, 32, 40). Die von *Whitman* angegebene verschiedene Grösse dieser beiden ersten Furchungszellen kann ich zwar gleichfalls

Digitized by Google

bestätigen, führe sie aber nicht auf inäquale Zellteilung zurück, sondern auf verschieden schnelles Wachstum der beiden Zellen. Die Embryonen der Dicyemiden wachsen nämlich in diesen frühen Stadien auffallend, eine Erscheinung, auf die auch *Whitman* hingewiesen hat. Im weiteren Verlauf teilt sich nun die eine dieser beiden Zellen und zwar scheint es, wenn die beiden ersten schon verschieden waren, stets die kleinere zu sein, wie auch *Whitman* angegeben hat. Dadurch kommt es zu einem Dreizellenstadium, das nun in allen Fällen aus einer grossen und zwei kleineren Zellen besteht (Fig. 36, 37). In diesem Stadium ist der Embryo schon so weit gewachsen, dass die beiden kleineren Zellen etwa die Grösse der reifen Agameten besitzen (Fig. 37). Durch äquale Teilung der grösseren Zelle entsteht hierauf ein Vierzellenstadium aus zwei grösseren und zwei kleineren Zellen (Fig. 38), die übers Kreuz gestellt sind. Auch auf diesem Stadium erscheint häufig die eine Zelle grösser als die drei übrigen, was ich jedoch gleichfalls, nicht auf inäquale Teilung, sondern auf verschiedenes Wachstum der einzelnen Furchungszellen zurückzuführen geneigt bin. *Whitman* hat von diesen Entwicklungstadien sehr gute Abbildungen gegeben, die die gegenseitigen Lagebeziehungen und Grössenverhältnisse der Furchungszellen recht gut zum Ausdruck bringen (vergl. seine Fig. 65-72). Schon am Schlusse dieser Stadien kann durch das stärkere Wachstum der einen grossen Zelle das Bild entstehen, wo die drei kleineren Zellen als eine Art Kappe der grossen Zelle aufsitzen (siehe Fig. 71 bei *Whitman*). Oefters kommt dies auch erst auf späteren Stadien vor. *Whitman* giebt an, dass von dem Vierzellenstadium an die grosse Zelle sich nicht mehr teile, während nach *Ed. van Beneden* dies erst von dem Siebenzellenstadium an geschehen soll. Die letztere Ansicht halte auch ich für das regelmässige (Fig. 39). Doch bin ich der Ansicht, dass das individuell ganz verschieden sein kann bei den einzelnen Embryonen und dass dafür die verschiedene Grösse und die relativen Beziehungen der einzelnen Furchungszellen massgebend sind. In diesem verschiedenen Verhalten der einzelnen Furchungszellen beim Wachstum des Embryos erblicke ich ausschliesslich den Grund für die inäquale Furchung desselben. Man kann das mit dem oben besprochenen ungleichen Verhalten der Agameten beim Wachstum und der Ver-

Digitized by Google

mehrung direkt in Vergleich bringen : bei beiden Zellarten, den Agameten und den Furchungszellen, handelt es sich offenbar um prinzipiell gleiche Erscheinungen. Im Grunde sind es ja auch eigentlich dieselben Zellen, da, wie schon bemerkt, von den zwei Tochterzellen einer Agamete die eine sich zu einem Embryo zu entwickeln vermag, während die zweite durch die entsprechende Zellteilung weiterhin nur Agameten liefert. Das Resultat dieses Furchungsvorganges ist jedenfalls immer dasselbe : ein kugeliger Zellhaufen, dessen grössere axiale Zelle ein Kranz von kleineren Zellen umgiebt (Fig. 9 u. 10).

Ed. van Beneden und *Whitman* haben den eben beschriebenen Entwicklungsvorgang als eine durch inäquale Furchung zustande kommende sog. epibolische Gastrulation aufgefasst; sie hielten die grosse axiale Zelle für das Entoderm, die kleineren Aussenzellen für das Ektoderm. Ich kann dieser Ansicht nicht beipflichten. Dieselbe scheint mir veranlasst zu sein durch den Vergleich dieser Entwicklung mit ähnlichen Vorgängen bei Metazoen und durch das Bestreben, diese der Keimblattlehre einzugliedern. Ein zwingender Grund dazu liegt in den Tatsachen nicht vor, vielmehr spricht manches dagegen.

Das sog. Entoderm liefert doch, wie wir gesehen haben, Fortpflanzungszellen, d. h. nur die axiale Zelle, resp. ihre Abkömmlinge haben diese ursprünglich allen Zellen zukommende primitive Eigenschaft beibehalten, während die äusseren Zellen sie verlieren und zu somatischen Zellen werden. Ein derartiges Stadium der Zelldifferenzierung in propagatorische und gleichartig somatische Zellen müssen offenbar die vielzelligen Tiere im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung durchlaufen haben. *A. Lang* sagt in seiner Trophocöltheorie 1903, S. 165 : « Diese Stammformen, bei denen der Körper noch nicht in ein äusseres, ektodermales Körperepithel und ein inneres, entodermales Darmepithel differenziert war, haben wir uns als Protozoenkolonien vorzustellen, in welchen schon eine Sonderung der die Kolonie zusammensetzenden Zellindividuen in somatische Zellen und Fortpflanzungszellen eingetreten war. » Die Differenzierung in Ektoderm und Entoderm kann sich erst nachher herausgebildet haben, sei es aus den ursprünglich gleichartigen, somatischen Zellen oder durch Abspaltung

Digitized by Google

weiterer somatischer Zellen von den Keimzellen. Die in neuerer Zeit bei einer Reihe von Metazoen bekannt gewordene, frühzeitige Sonderung der Keimzellen, deren Beobachtung sich stetig mehrt und die schon in den ersten Furchungsstadien einsetzen kann (Ascaris, *Boveri*, 1899), spricht in hohem Grade für die hier dargelegte Ansicht. Auch *Korschelt* und *Heider* (1903), die das betreffende Tatsachenmaterial in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte zusammengestellt haben, werden dadurch sowie durch das Verhalten der Genitalzellen gegen die Keimblätter zu der Ansicht geführt « dass die Keimzellen von Anfang an gesondert von den somatischen Zellen bleiben ». Neuerdings hat auch *A. Lang* (1903) auf's entschiedenste diese Ansicht vertreten. Seite 172 seiner Arbeit heisst es : « Die frühzeitige Sonderung der Keimzellen in der individuellen Entwicklungsgeschichte hätte also einen grossen historischen Hintergrund. Die Sonderung von Soma und Keimzellen vollzog sich ja schon vor der Erreichung der Metazoenstufe, und eine weitere Sonderung des vom Soma getrennten Keimzellenmaterials in eine Generation von somatischen Zellen, ein neuer Zuwachs zu dem schon gebildeten Soma vollzog sich schon auf der niedersten Metazoenstufe, indem es zur Ausbildung von Abortiveiern, Nährzellen, Wandzellen etc. kam. Also nicht die Keimzellen gehen aus dem Soma hervor, sondern umgekehrt, immer neue Bestandteile des Soma gingen phylogenetisch und gehen auch noch ontogenetisch aus dem Keimzellenmaterial hervor. »

Da sonach die Keimzellen als das ursprüngliche zu betrachten sind, so kann die Axialzelle der Dicyemiden auf keinen Fall als Entoderm angesprochen werden. Ohne Entoderm giebt es aber auch kein Ektoderm und man kann daher bei den Aussenzellen des Dicyemidenembryo nur von somatischen Zellen oder einem *Somatoderm* sprechen. Aus diesem Grunde ist aber die Anwendung des Begriffes Gastrula, der stets ein Ekto- und Entoderm voraussetzt, auf den oben geschilderten Embryo absolut unzulässig. Wenn man denselben mit einem Entwicklungsstadium eines Metazoon vergleichen will, so kann man das nur mit einer *Morula*, die ja zur Blastula etwa in derselben Beziehung steht wie die epibolische Gastrula zur typischen Invaginationsgastrula.

Digitized by Google

Das weitere Schicksal der Axialzelle des Embryos haben wir schon in dem Kapitel über die Fortpflanzung eingehend besprochen und dabei auch die ganze Entwicklung der Embryonen in kurzen Zügen kennen gelernt. Nur auf wenige Punkte möchte ich hier nochmals hinweisen. Während die der Fortpflanzung dienenden Vorgänge in der Axialzelle vor sich gehen, vollzieht sich die Vermehrung der Aussenzellen auf ihre definitive Zahl, die, wie erwähnt, je nach den Arten 20-25 beträgt. In den Figuren 9 und 10 sind zwei Embryonen gewählt, die die Teilung der Aussenzellen zeigen. In Figur 10 ist eine Mitose auf dem Stadium der Aequatorialplatte zu sehen, die ganz der von der Teilung der Agameten her bekannten gleicht. Figur 9 zeigt eine Aequatorialplatte von der Polaransicht, auf die ebenfalls schon bei jener Gelegenheit hingewiesen wurde. Bei der Weiterentwicklung geht dann der Embryo aus der Kugelgestalt in eine langgestreckte, wurmartige über, wobei sich an dem einen Pol der Längsachse die Zellen reichlicher vermehren (Fig. 11, 13, 17). Im Gegensatz zu *Whitman*, der diesen Pol für das spätere Hinterende hält, betrachte ich ihn als das künftige Vorderende. Gerade die hier stattfindende reichliche Zellvermehrung scheint dafür zu sprechen, da dieselbe zur Ausbildung der Kopfzellen notwendig ist. Auch *Ed. van Beneden* hat die Verhältnisse in dieser Weise gedeutet. Ferner wird an diesem Pol in der Regel die Uragamete gebildet, wie das auch *Whitman* übereinstimmend angibt. Die Uragamete liegt aber, was besonders gut bei Embryonen und jungen Individuen von Dicyema truncatum zu beobachten ist, in der Regel am Vorderende (Fig. 19, 21-23). *Whitman* hat dagegen umgekehrt geschlossen, indem er auf Grund seiner Annahme, dass dieser Pol zum Hinterende werde, was er aus der Form des Embryos ableitet, die Entstehung der ersten Keimzelle ins Hinterende verlegt.

Auf den Embryonalstadien bemerkt man häufig kompakte Chromatinklumpen an der Peripherie der Aussenzellen (Fig. 11, 14, 15) oder diesen aussen ansitzend (Fig. 17). Gewöhnlich sind dieselben von einer Schicht hellen Protoplasmas umgeben und erwecken dadurch in manchen Fällen den Eindruck, als seien es Reste von Richtungskörpern (Fig. 11, 17). Doch dem ist nicht so. Wir haben schon gesehen, dass bei der Entwicklung

Digitized by Google

der Agameten keinerlei Reduktionskörper gebildet werden, auch die verschiedenartige Lage dieser Gebilde bei den Embryonen spricht gegen die Auslegung als Richtungskörper. Ihre Entstehung ist denn auch eine ganz andere. In Figur 10 ist dieselbe in einem Zweizellenstadium dargestellt, das sie besonders deutlich zeigt. In der einen Zelle hat sich eine Kernteilung vollzogen und dabei ist der eine Tochterkern fast ohne alles Plasma aus der Zelle ausgestossen worden ähnlich wie bei der Richtungskörperbildung. Dieser Vorgang kann sich bei den einzelnen Blastomeren auf den verschiedensten Stadien der Entwicklung vollziehen, wie ich mich an einer Reihe von Präparaten überzeugen konnte. Derselbe ist offenbar als ein anormaler Vorgang im Entwicklungsgeschehen aufzufassen. Die Beobachtung, dass derartige Gebilde nur bei Dicyemiden aus gewissen Tintenfischen sich finden, kann als weitere Stütze dafür dienen.

Die Aussenzellen ordnen sich nach Herstellung der definitiven Zahl in typischer Weise an und bilden hierauf an ihrer Aussenseite Wimpern. Diese sind am Kopfteil kürzer und dichter gestellt als an den Rumpfzellen, was schon *Ed. van Beneden* beobachtet hat. Beim weiteren Wachstum tritt die Differenzierung der Rumpf- und Kopfzellen noch schärfer hervor und das junge Dicyemid ist fertig. Es vermag nun aktiv im Innern der Axialzelle sich zu bewegen, was ich mehrmals beobachtet habe. Inzwischen haben im Innern der Axialzelle die schon bekannten Fortpflanzungsvorgänge begonnen und der Embryo verlässt nun aktiv seinen Entstehungsort, indem er zwischen den Rumpfzellen seines Eltertieres oder durch dieselben hindurch nach aussen dringt und so ins Freie gelangt. Dieses aktive Auswandern des Embryos ist von früheren Untersuchern schon beobachtet worden und auch ich habe es mehrmals gesehen. Die Durchbohrung der jungen Individuen hinterlässt an der betreffenden Stelle der Rumpfzelle nicht die geringste Spur, was in Anbetracht des wabigen Baues und des flüssigen Aggregatzustandes des Protoplasmas nicht weiter auffällt. Bei Dicyema truncatum hat der ausschlüpfende Embryo in der Regel erst eine einzige Keimzelle gebildet. Andere Arten dagegen, wie Dicyemennea gracile, bleiben länger in ihrem Eltertier und bilden dort schon 4-8 Keimzellen aus, ja es können sogar einzelne dieser Agameten wiederum schon die Entwick-

Digitized by Google

lung zu Embryonen begonnen haben, sodass drei Generationen eine zeitlang ineinander geschachtelt sind.

Wenn die jungen Individuen die Eltertiere verlassen haben, schwimmen sie eine Zeit lang in der Nierenflüssigkeit frei umher; bald jedoch setzen sie sich an den Venenanhängen ihrer Wirte fest, mit ihrem Kopf sich zwischen die Epithelzellen einzwängend. In derselben Weise wie ihre Eltertiere bilden sie nun Agameten und daraus junge ungeschlechtliche Individuen, wodurch in kurzer Zeit die ganze Niere des Tintenfisches von Dicyemiden überschwemmt wird. Das kann ungemein rasch vor sich gehen, da die Eltertiere bei der Geburt der Kinder nicht zu Grunde gehen, sondern weiter leben und ebenfalls weitere Jungen erzeugen.

6. — Schicksal der letzten Agametengenerationen. (Umwandlung der Nematogene in Rhombogene.)

Die im vorigen Kapitel besprochenen Fortpflanzungs- und Entwicklungsvorgänge liefern nur agametische Individuen (Agamonten, Agamazoen). Diese Agamogonie diente der Verbreitung des Parasiten in dem einmal infizierten Tintenfische. In jungen Wirtstieren finden sich daher stets nur derartige agametische Dicyemidengenerationen mit Agamontenbrut im Innern. Diese wurden von den früheren Autoren als *nematogene* Individuen bezeichnet, weil sie sog. wurmförmige Embryonen (das sind die Embryonen der agametischen Generation) in ihrer Axialzelle beherbergen. Die Individuen dagegen, die die sog. Infusorigene und infusorienförmigen Embryonen erzeugen — das sind aber, wie später gezeigt wird, die Geschlechtsformen — wurden *rhombogen* genannt. *Ed. van Beneden*, der diese Ausdrücke schuf, hat auch Unterschiede im Bau dieser beiden, verschiedene Embryonen enthaltende Formen beschrieben und sonach zwei verschiedene Formzustände für jede Dicyemidenart angenommen. Er hatte dabei die Möglichkeit betont, dass die nematogene Form nach Entleerung ihrer Brut sich in die rhombogene Form umwandle.

Whitman bestätigte das Vorhandensein zweier Formzustände und nahm gleichfalls eine Umwandlung aus dem einen in den andern an, aber umge-

Digitized by Google

kehrt wie *Ed. van Beneden,* indem er Gründe beibrachte, die für eine Umwandlung der Rhombogene in Nematogene sprechen. Da er aber in jungen Wirtstieren nur nematogene Generationen beobachten konnte, nahm er an, dass erst eine Generation von *primär-nematogenen* Dicyemiden in jungen Wirtstieren auftrete, die in ältern durch rhombogene Generationen abgelöst würden. Diese letzteren würden sich dann zum Schluss in nematogene umwandeln, die er, da sie aus der Umwandlung vorher rhombogener Individuen entstünden, als *secundär-nematogene* bezeichnet. Nach ihm wären dann die Rhombogene stets primär-rhombogene während nach der van Beneden'schen Auffassung dagegen stets secundär-rhombogen. Beide Formzustände, die Nematogenen, wie die Rhombogenen, hatte man bisher als Weibchen betrachtet und zwar nahm man an, dass die nematogenen sich parthenogenetisch fortpflanzten, während bei den rhombogenen ev. eine Befruchtung stattfinde (*Whitman,* 1882; *Keppen,* 1892).

Wir haben nun in den bisherigen Kapiteln eingehend nachgewiesen, dass die sog. nematogenen Individuen agametische Dicyemiden sind und dass ihre wurmförmigen Embryonen stets gleichfalls wieder zu agametischen Dicyemiden werden. Die sog. infusorienförmigen Embryonen aber — das Hauptcharakteristikum für den rhombogenen Zustand — sind, was schon *Ed. van Beneden* (1882) wahrscheinlich gemacht hat, die männlichen Embryonen, was durch die Beobachtungen von *Keppen* und die von mir im folgenden mitzuteilenden Befunde bewiesen ist. Dagegen sind die Infusorigene *Whitman*'s, der Zellhaufen, von dem die männlichen Embryonen ihre Entstehung nehmen und dem schon *Whitman* die Bedeutung einer Person zugeschrieben hat, die rückgebildeten Weibchen der Dicyemiden, wie in den folgenden Kapiteln gezeigt werden wird. Nematogene und rhombogene unterscheiden sich also dadurch, dass die ersteren die agametische Brut in ihrer Axialzelle beherbergen, letztere dagegen die Geschlechtsformen. Im übrigen aber sind beide Formen agametische Dicyemiden, wobei der zweite Zustand direkt aus dem ersten hervorgehen kann, indem ev. in demselben Tiere die Agameten sich zuerst zu agametischen Individuen und dann zu Geschlechtsindividuen zu entwickeln vermögen. Wie dies geschieht, wollen wir nun näher betrachten. Es wurde schon hervorgehoben, dass in

Digitized by Google

jungen Wirtstieren nur agametische Individuen mit Agamontenbrut gefunden werden (primär-nematogene). Das haben schon *Whitman* und *Keppen* angegeben, vor allem hat dies aber *Wheeler* (1899) auf Grund einer Untersuchung von hundert verschieden grossen Individuen von Octopus punctatus genau festgestellt. Meine Beobachtungen stimmen mit denen *Wheeler*'s in diesem Punkte vollkommen überein. Wie er für Octopus punctatus, so habe ich für Eledone moschata, Octopus vulgaris, vor allem aber für Sepia officinalis konstatiert, dass das Auftreten von Geschlechtsgenerationen von der Grösse des Wirtstieres abhängig ist. In Sepien von 1-4 cm Länge fanden sich stets nur agametische Generationen (primär-nematogene), bei einer Länge von 4 cm an konnten dann schon einzelne Dicyemiden gefunden werden, deren Agameten in Entwicklung zu Geschlechtsindividuen begriffen waren. Doch begann diese Entwicklung bei andern Sepien erst später, so war z. B. bei einer Sepia von 7 cm noch nichts von Geschlechtsformen zu beobachten, während bei andern Wirtstieren derselben Grösse fast nur noch geschlechtliche Fortpflanzung in allen Stadien zu finden war.

Ich habe den Eindruck gewonnen, dass das Auftreten von Geschlechtsformen durch Einfluss äusserer Lebensbedingungen ausgelöst wird und zwar, wie so häufig bei niederen Organismen durch Nahrungsmangel. Denn nur bei älterer Infektion, wo die Niere der Tintenfische von Parasiten ganz überschwemmt ist, beginnt das Auftreten von Geschlechtsindividuen. Durch die reichliche Infektion sind offenbar die Ernährungsverhältnisse der Dicyemiden schlechtere geworden. Auch kann die Tätigkeit und reichliche Vermehrung der Parasiten selbst eine Aenderung der äusseren Lebensbedingungen im Wirtstier hervorgerufen haben. Durch diese äusseren Umstände kann das Auftreten der Geschlechtsformen — teilweise wenigstens — bedingt sein. Ich sage teilweise, denn es ist ja doch anzunehmen, dass allein schon durch fortgesetzte agametische Fortpflanzung auch die innern Entwicklungsbedingungen andere geworden sind. Aehnlich liegen die Dinge auch bei parasitischen Protozoen, ich verweise nur auf das Auftreten der Geschlechtsgeneration bei den Malariaparasiten, das *Schaudinn* (1902) in ähnlicher Weise deutet.

Digitized by Google

Von gewissem Interesse ist die Beobachtung, dass bei einer Mischinfektion einer Sepia mit Dicyema truncatum und Dicymennea gracile die eine Art mit der Bildung der Geschlechtsformen schon begonnen haben kann, während bei der zweiten die Bildung der agametischen Generation noch weiter geht. In den wenigen Fällen dieser Art war die stark wachsende Dicyemennea gracile diejenige, die zuerst zur Geschlechtsformenbildung geschritten war. Die Beobachtung scheint für verschiedene innere Entwicklungsbedingungen der beiden Arten zu sprechen, kann aber auch durch längere Infektion einer Art bedingt sein.

Hat die Bildung von Geschlechtsindividuen einmal bei einzelnen Individuen begonnen, dann folgen die übrigen bald nach, so verschiebt sich das Verhältnis von nematogenen zu rhombogenen Individuen in einem Wirtstier mit dem Wachstum desselben immer mehr, sodass schliesslich fast nur noch rhombogene Individuen in grossen Tintenfischen anzutreffen sind. Dasselbe hat auch *Wheeler* bei seinen statistischen Untersuchungen konstatiert und daraus den Schluss gezogen, dass dieselben Individuen erst nematogen, dann rhombogen seien.

Entscheidend für diese Frage können nur eingehende Beobachtungen des Inhaltes der Axialzelle bei solchen Dicyemiden sein, bei denen die Geschlechtsbrut aufzutreten beginnt. Am häufigsten findet man dieselben in Sepien von 4-6 cm Länge. Dabei zeigt sich, dass die Entwicklung von Geschlechtsindividuen in Tieren jeglichen Alters einsetzen kann, sobald die äusseren und innern Bedingungen dafür vorhanden sind. Wie wir es bei der Entwicklung der agametischen Individuen gelernt haben, so kann also auch die Entwicklung der Geschlechtsindividuen in jedem Stadium der Agametenbildung einsetzen. Ich habe Fälle beobachtet, wo in einem ganz jungen Individuum, das erst zwei Keime gebildet hatte, der eine schon in der Entwicklung zu einem Weibchen begriffen war, ganz entsprechend dem in Figur 36 abgebildeten Fall bei der Entwicklung der agametischen Individuen. In diesem Falle wäre das agametische Eltertier primär-rhombogen im Sinne *Whitman*'s. Figur 49 bringt ein solches Beispiel von Dicyema typus. Dass es sich tatsächlich um ein rhombogenes Individuum handelt, geht einmal aus dem ganzen Habitus des Eltertieres hervor und dann aus

Digitized by Google

dem Zweizellenstadium, das sich durch seine Grösse als weiblicher Embryo gegenüber einem agametischen documentiert. In der Regel jedoch trifft diese Entwicklung einzelner Agameten zu weiblichen Individuen erst auf viel späterem Stadium ein, in grossen agametischen Tieren, die eine grosse Anzahl Agameten besitzen. Diese Entwicklung in späteren Stadien der Agametenbildung ist aus den auf Seite 44 auseinander gesetzten Gründen hier noch ausgeprägter als bei der Entwicklung der agametischen Individuen. Die betreffenden Individuen haben dann vorher eine grössere oder kleinere Zahl von agametischen Individuen erzeugt, ehe einige ihrer Agameten sich zu Geschlechtstieren entwickeln. Die Individuen waren also zuvor nematogen und werden jetzt secundär-rhombogen. Dass in der Tat die nämlichen Individuen erst agametische Embryonen erzeugten, konnte ich mehrmals beobachten. Ich fand nämlich einigemale in derselben Axialzelle ziemlich entwickelte agametische Embryonen (wurmförmige) und zugleich in andern Teilen den Beginn einer Weibchenbildung und die damit Hand in Hand gehenden Vorgänge. Ein besonders drastisches Beispiel von einem jungen Individuum ist in Figur 50 abgebildet. Dieses Tier enthält in seiner Axialzelle ausser 3 Keimzellen 2 Embryonen, wovon der ältere noch als agametischer, der jüngere als weiblicher angesprochen werden muss. Auch *Wheeler* hat solche Fälle beobachtet und sie als Beweis für den aus den statistischen Beobachtungen schon erschlossenen Uebergang der nematogenen Individuen in Rhombogene angeführt.

Diese Fälle, dass Entwicklungsstadien der agametischen wie der gametischen Formen zugleich vorliegen, sind allerdings selten. Das erklärt sich daraus, dass, wie wir schon früher gesehen haben Seite 44, bei älterer Infektion — und um solche handelt es sich doch bei der Bildung von Geschlechtsformen stets — die Agameten nur selten noch das Reifestadium zur Entwicklung agametischer Embryonen erreichen. Meistens ist ja dann, wie schon an jener Stelle erwähnt, die Axialzelle fast ganz mit Agameten angefüllt.

Die meisten dieser Agameten können nicht mehr als normal betrachtet werden; sie zeigen in verschiedener Weise Degenerationserscheinungen und sind auch in der Tat fast alle bis auf wenige Ausnahmen — und das sind

Digitized by Google

dann diejenigen, die sich zu Geschlechtsformen entwickeln — dem Untergang geweiht. Gerade dieses Verhalten kann unter Umständen als Beweis für den Uebergang desselben Individuums aus dem nematogenen in den rhombogenen Zustand dienen. So ist in Figur 51 ein Teil der Axialzelle einer Dicyema typus dargestellt die ein deutliches junges Weibchen und dahinter eine Anzahl Agameten enthält. Dieselbe Axialzelle beherbergte ausserdem noch 3 weitere Weibchen im vorderen Teil und im hinteren noch circa 20 degenerierende Agameten.

Das Zugrundegehen der Agameten vollzieht sich in verschiedener Weise. Man kann besonders zwei Typen dabei unterscheiden. Die einen degenerieren in der Axialzelle durch Chromidienbildung, die andern geraten in die Aussenzellen, Rumpfzellen, und werden dort gewöhnlich bis auf ihre Kerne aufgelöst, aufgezehrt. Den letzteren Modus hat auch schon *Wheeler* beobachtet. Bei dem ersteren nimmt die Chromidienbildung ungemein überhand, sodass der Kern schliesslich kaum mehr chromatische Substanz enthält. Das Protoplasma der Agameten wird unterdessen ganz hell, sodass es sich vom Kernplasma nicht mehr unterscheidet (Fig. 46). Schliesslich kann der ursprüngliche Agamet völlig wie ein Kern aussehen und es ist vielleicht möglich, dass er als solcher, ähnlich wie die aus den Chromidien gebildeten Secundärkerne, noch Verwendung in der Axialzelle findet. Doch scheint er vielfach ganz aufgelöst oder wie die Agameten in's Protoplasma der äusseren Rumpfzellen aufgenommen zu werden. Für die erste Annahme spricht der Umstand, dass bei diesen degenerierenden Agameten auch die Chromidien sich sehr bald zu verfärben beginnen als Anfang der Auflösung.

Andrerseits habe ich mit Sicherheit beobachtet, dass sowohl solche durch Chromidienbildung zu Kernen gewordene Agameten als auch noch vollständige Agameten, mit oder ohne Chromidien im Protoplasma, in die Aussenzellen aufgenommen werden (Fig. 52). Besonders im hintern Teile der Axialzelle kann man noch auf späteren Stadien, wo die Geschlechtsstadien schon völlig ausgebildet sind, die verschiedenartigen Degenerationsstadien von Agameten beobachten. Gleichzeitig sieht man dann in den Aussenzellen und zwar ganz am Rande gegen die Axialzelle eine Anzahl

Digitized by Google

von kleinen Agametenkernen, resp. Agameten, meist in einer Reihe liegen (Fig. 53). Dass dieselben von dem Kern der Rumpfzelle abstammen könnten, ist ausgeschlossen, zumal man ja alle Uebergänge der degenerierenden Agameten beobachten und die Kerne der Rumpfzellen, in denen sie liegen, wohl von ihnen unterscheiden kann. (Siehe Fig. 52 und 53.) Auch *Wheeler* hat die Kerne in den Aussenzellen bei diesen Stadien (rhombogene Individuen) beobachtet und in der gleichen Weise gedeutet als die Reste der von den Aussenzellen aufgenommenen Keimzellen. Jedenfalls herrscht in dem Zugrundegehen der Agameten die grösste Mannigfaltigkeit und es liesse sich bei genauerem Studium dieser Vorgänge sicher noch eine Reihe von weiteren Degenerationsweisen zu den von *Wheeler* und mir beschriebenen hinzufügen. Da uns aber das tiefere Verständnis dieser cellulär-pathologischen Vorgänge fehlt, so würde eine genaue Beschreibung derselben den Gang unserer Darstellung nur unnützerweise komplizieren. Solche Degenerationserscheinungen sind in den letzten Jahren mehrfach bei Protozoen beschrieben worden (*Hertwig*, 1902, 1904; *Schaudinn*, 1902; *Prowazek*, 1905). Ich möchte hier vor allem auf die grosse Uebereinstimmung hinweisen, die das durch Chromidienbildung sich vollziehende Zugrundegehen der degenerierenden Agameten mit der von *R. Hertwig* (1904) genau beschriebenen physiologischen Degeneration bei Actinosphärium aufweist. Interessant ist der Umstand, dass es sich bei der Degeneration der Agameten der Dicyemiden um einen, sich im Entwicklungscyklus dieser Organismen normalerweise vollziehenden Vorgang handelt, also tatsächlich um eine physiologische Degeneration.

Durch die eben mitgeteilten Beobachtungen von *Wheeler* und mir ist natürlich der Zusammenhang der beiden Formzustände der Dicyemiden mit Sicherheit erwiesen und *Wheeler* (1899) und *Keppen* (1892) hatten Recht, wenn sie annahmen, dass die nematogenen und rhombogenen Individuen keine verschiedenen Formen von Dicyemiden darstellen, sondern dass sich die ersteren in letztere umwandeln. Andrerseits hat aber auch *Whitman* in seiner Annahme einer eigenen primär-rhombogenen Generation insofern recht, als auch ganz junge agametische Individuen, die noch keine agame-

Digitized by Google

tischen Embryonen erzeugt hatten, direkt Geschlechtsindividuen (Infusorigene) in sich zu bilden vermögen.

Ed. van Beneden (1876) hat auch, wie oben erwähnt, im Bau der nematogenen und rhombogenen Individuen Verschiedenheiten beschrieben, auch das stimmt zum Teil. Die ansehnliche Grösse der Geschlechtsindividuen übt nämlich offenbar einen Einfluss auf die Form der sie beherbergenden agametischen Individuen aus. Dadurch kommt die verhältnismässig breitere Gestalt und der breit abgerundete Kopf der Rhombogene zu Stande. Auf den Figuren 54 und 55, die beide das Vorderende von 2 etwa gleich grossen Individuen — eines nematogenen und eines rhombogenen — wiedergeben, kommt dieser von *Ed. van Beneden* aufgefundene Unterschied deutlich hervor. Die übrigen Besonderheiten im Bau derselben stehen damit in Zusammenhang oder sind wie die scheinbar geringere Zahl der Rumpfzellen auf das Verschwinden der Zellgrenzen zurückzuführen, was bei alten Tieren resp. späteren agametischen Generationen häufig vorkommt. Bei den Heterodicyemiden und Orthonectiden ist diese Zellverschmelzung ja noch weiter gegangen. Bei gewissen Arten jedoch, z. B. Dicyemennea gracile, scheint aber bezüglich des Baues jeder Unterschied zwischen nematogenen und rhombogenen Formen zu fehlen.

Wir haben nun noch in Kürze auf die Gründe einzugehen, die *Whitman* zu der Annahme führten, dass die rhombogenen Individuen direkt aus Embryonen hervorgingen, also stets primär-rhombogen seien. Er stützte sich darauf, dass nur in primär-rhombogenen Individuen secundäre Kerne (Paranuclei) gebildet würden. Nach seiner Darstellung sollen sich die sog. rhombogenen Individuen von dem Stadium an, wo sich 8 Keimzellen in der Axialzelle befinden, von den nematogenen verschieden verhalten, indem jeder dieser 8 Keime einen sog. *Paranucleus* (secundären Kern) bilde, den er, wie oben bemerkt, als einen Reduktionskern betrachtet. Dann erst entwickle sich eine solche Keimzelle zu einem sog. *Infusorigen* (Weibchen). Diese Darstellung trifft nicht zu. Schon in den Kapiteln über die Chromidien der Agameten und über die Entstehung der Secundärkerne ist eingehend gezeigt worden, dass solche Kerne bei zweifellos primär-nematogenen Individuen (Fig. 3 und 23) und zwar auf allen Stadien der-

Digitized by Google

selben und in beliebiger Anzahl gebildet werden können. Ihre Entstehung ist nicht an die Entwicklung der weiblichen Individuen geknüpft, wenn sie auch bei dieser Gelegenheit fast stets vorhanden sind. Soweit aber seine Angaben auf positiven Beobachtungen beruhen und nicht auf negativen Befunden (Fehlen der Secundärkerne in primär-nematogenen Individuen), stimmen sie mit den von mir mitgeteilten Beobachtungen überein. Es lassen sich mithin in meiner Darstellung sämtliche sich bisher so widersprechenden Angaben der früheren Autoren vereinigen, soweit sie auf tatsächlichen Beobachtungen beruhen.

B. — Die gametische Generation.

1. — Entwicklung der Weibchen und Eibildung.

Die Entwicklung der Weibchen nimmt, wie schon bemerkt, von demselben Keimmaterial ihren Ursprung wie die agametischen Generationen, nämlich von den Agameten. Doch ist nur eine beschränkte Anzahl zu der Entwicklung befähigt und dies sind die letzten Keime eines Individuums, die überhaupt noch zu einer Entwicklung gelangen. In der Regel beträgt ihre Zahl nicht mehr als 7, was schon *Ed. van Beneden* und *Whitman* angegeben haben. Doch herrscht auch in dieser Beziehung eine ziemliche Mannigfaltigkeit. Während ich einerseits Individuen mit nur 2 Weibchen beobachtet habe, konnte ich andrerseits in einer Dicyemennea gracile 21 junge Weibchen zählen. Die gewöhnliche Zahl ist jedoch 5-6.

Die zu Geschlechtstieren sich entwickelnden Agameten weisen offenbar einen besondern Reifezustand auf, der sich auch morphologisch unterscheiden lässt von demjenigen der Keime, die sich zu agametischen Individuen entwickeln. In einigen Fällen konnte ich feststellen, dass dieselben grösser sind als die Agameten der letzteren Art. Oft finden sich in ihnen Chromidien, die, wie wir wissen, bei älterer Infektion ja häufiger sind. Die Entwicklung und der Bau der Weibchen lassen sich vollständig auf die, von den agametischen Individuen her bekannten Verhältnisse zurückführen. Alle Besonderheiten, die jenen gegenüber dabei auftreten, sind veranlasst

Digitized by Google

oder bedingt durch den dauernden Verbleib der Weibchen in der Axialzelle des Eltertieres. Dadurch wurde eine weitgehende Rückbildung ermöglicht. Doch tritt vor allem in den ersten Entwicklungsstadien und in der Art der Keimzellenbildung vollständige Uebereinstimmung mit den agametischen Individuen hervor. Es kommt meistens ein *Morula-stadium* aus einer grösseren Axialzelle und einem Kranz von kleineren Zellen zur Ausbildung genau wie wir es bei der Entwicklung der agametischen Individuen kennen gelernt haben. Ein Unterschied gegenüber den agametischen Embryonen findet sich in dem frühzeitig grösseren Wachstum und dem früheren Beginn der Keimbildung.

Die Figuren 56-60 stellen Zwei- respective Dreizellenstadien von Weibchen dar. Auf Allen tritt das stärkere Wachstum der künftigen Axialzelle gegenüber derjenigen der agametischen Embryonen hervor. Bei dem Dreizellenstadium in Figur 58 hat sich in der künftigen Axialzelle (dem *Germogen Whitman's*) schon ein zweiter Kern gebildet, der dem Kern der Uragamete des agametischen Embryos entspricht und auf dem Zweizellenstadium (Fig. 59) zeigt die künftige Axialzelle die heteropole Teilungsfigur dazu, während in Figur 60, einem Zweizellenstadium, um den zweiten Kern der Axialzelle schon das Protoplasma sich ausgebildet hat, wodurch es sich, streng genommen, um Drei-Zellen handelt. Wir haben also hier die auffallende Tatsache, dass schon auf Zwei- und Dreizellenstadium die Fortpflanzungsvorgänge in der Axialzelle beginnen können. Die hier abgebildeten Fälle sind allerdings Ausnahmen, gewöhnlich beginnen diese Vorgänge erst später. So haben sie z. B. auf einem Sechszellenstadium von Dicyemennea gracile (Fig. 67) noch nicht eingesetzt; die künftige Axialzelle unterscheidet sich auch hier von dem gleichen Stadium des agametischen Embryos nur durch ihre Grösse. Bei einem siebenzelligen Weibchen dagegen ist die erste Keimzelle in der Axialzelle schon völlig ausgebildet (entsprechend der Uragamete beim agametischen Embryo [Fig. 62]), die kleineren Aussenzellen haben aber die Axialzelle noch nicht ganz umwachsen. Figur 65 zeigt nun ein vollkommen typisches Morula-Stadium, das sich ausser durch die schon auf 4 vermehrten Keime in der Axialzelle nur durch die grössere Selbständigkeit und verschiedene Grössenausbildung

Digitized by Google

der Aussenzellen von einem agametischen Embryo unterscheidet, Erscheinungen, die in dem weiteren Schicksal des Embryos vollkommen ihre Erklärung finden, wie wir noch sehen werden.

Die Entstehungsweise des zweiten Kernes (Fig. 58) in der Axialzelle habe ich bisher nur einmal mit Sicherheit feststellen können und zwar bei dem schon erwähnten und in Figur 59 abgebildeten Zweizellenstadium von Dicyema typus. Danach ist nicht zu zweifeln, dass auch hierbei eine inäquale, erbungleiche Teilung des ursprünglichen Kernes stattfindet. Das geht auch noch aus der Bedeutung und dem Schicksal des Kernes der Axialzelle hervor. Er ist nämlich genau wie beim agametischen Individuum der dauernde vegetative Kern derselben, der sich hier in der Regel nicht einmal mehr amitotisch teilt. Das ist hier auch nicht notwendig, da die Axialzelle kaum mehr grösser wird. Das weitere Wachstum des Weibchens fällt weg, weil es dauernd in der Axialzelle seines Elterlieres liegen bleibt und dabei fortwährend seine Eier ablöst. Diese kommen dadurch frei in die Axialzelle des Grosselters zu liegen, wo sie dann zur Befruchtung und Entwicklung gelangen. Der zweite Grund, der für die rein somatische Beschaffenheit des Kernes spricht, ist der, dass nach erschöpfter Eibildung des Weibchens von diesem nichts mehr übrig bleibt als der somatische Kern — alle übrigen Zellen werden zur Eibildung verwendet. Der ursprüngliche weibliche Axialkern kann dann noch als Secundärkern der Axialzelle des agametischen Elterlieres weiterfungieren. Auf diese Verhältnisse werden wir später zurückkommen.

Auch die Bildung des Protoplasmas der *Ureizelle*, wie wir die erste Keimzelle des Weibchens nennen können, vollzieht sich in derselben Weise wie diejenige bei der Uragamete im agametischen Embryo, nämlich endogen im Innern der Axialzelle durch Verdichtung von Protoplasma um den propagatorischen Kern. Der Vergleich der Figuren 58, 60 und 62 lässt dies erkennen. In Figur 58 sehen wir eine Zelle mit zwei Kernen, auf den Figuren 60 und 62 eine vollständige Zelle, das *Urei*, im Protoplasma der nunmehr wieder einkernigen Axialzelle. Die Vermehrung der Eier vollzieht sich durch fortgesetzte mitotische Zellteilung wie die Kernvermehrung beim agametischen Individuum (Fig. 63). Dieselbe schreitet in der Regel

Digitized by Google

zunächst weiter, bis die Eier den Zellraum der Axialzelle vollkommen einnehmen (Fig. 65).

Soweit vollzieht sich die Entwicklung der Weibchen in prinzipiell derselben Weise wie die des agametischen Individuums, worauf schon *Ed. van Beneden*, vor allem aber *Whitman* und später auch *Keppen* (1892) hingewiesen haben. Auch auf den Abbildungen dieser Autoren tritt die Uebereinstimmung deutlich hervor. Von nun an aber verhalten sich beide Formen verschieden, da die weitern Entwicklungsvorgänge des Weibchens nur noch der Eibildung dienen. Schon auf früheren Stadien war an den Aussenzellen eine weitgehende Selbständigkeit wahrzunehmen. Dieselben bildeten nicht eine geschlossene Zellschicht, sondern hingen nur lose miteinander zusammen (vergl. besonders Fig. 65) und besassen vor allem auch ganz verschiedene Grösse. In diesen Beziehungen zeigten sie mehr Aehnlichkeit mit Keimzellen als mit Epithelzellen. Und das erstere sind sie auch in der Tat, sie werden wie die im Innern der Axialzelle gebildeten Zellen zu befruchtungsfähigen Eiern.

Das geschieht in der Weise, dass die einzelnen Zellen sich aus dem Verbande ganz loslösen und in die Axialzelle des agametischen Eltertieres zu liegen kommen, wo sie befruchtet werden. Wir haben hier den auffallenden, bisher einzig dastehenden Fall, dass die dem Soma der agametischen Form homologen Zellen, die offenbar in einem früheren phylogenetischen Stadium gleichfalls Somazellen waren, hier als Eier Verwendung finden. Auf die Bedeutung und theoretische Verwertung dieser Tatsache, an deren Richtigkeit kein Zweifel bestehen kann, werden wir am Schlusse dieses Kapitels im Zusammenhang noch zurückkommen.

Die Loslösung der einzelnen Aussenzellen aus dem Verbande findet nach dem völligen Heranwachsen, also am Ende der sog. Wachstumsperiode der Eier statt, was zeitlich infolge des verschiedenen Verhaltens beim Wachstum verschieden eintritt. Deutlich ist das auf der Figur 44 zu sehen. Die einzelnen Zellen haben eine sehr verschiedene Grösse. Auch im Kern-Plasmaverhältnis, der Anordnung der chromatischen Substanz im Kern und der Dichtigkeit des Protoplasmas finden sich merkliche Verschiedenheiten. Bei der Wachstumsperiode der Eier treffen wir also wiederum genau die gleichen

Digitized by Google

Verhältnisse wie bei der der Agameten. Das an jener Stelle gesagte kann auch hierfür gelten. Auch ist hier das Ende der Wachstumsperiode durch einen ganz bestimmten Zustand der Eier bezeichnet. Die Eier sind fast doppelt so gross wie die Agameten und haben einen relativ grossen Kern (Keimbläschen) mit grossem Amphinucleolus. Die beiden grössten Eier der Figur 65 entsprechen ziemlich diesem Zustand. Sie werden sich offenbar bald loslösen und zur Reifung und Befruchtung gelangen.

Gleichzeitig mit dem Wachstum und der Loslösung der Aussenzellen, die gewissermassen die erste Eigeneration darstellen, vollzieht sich im Innern der Axialzelle die weitere Vermehrung der eigentlichen Keime. Da aber die Axialzelle selbst nicht weiter wächst, so treten die jungen Eier aus derselben heraus und nehmen die Plätze der früher abgelösten und zur ersten Eigeneration gewordenen Aussenzellen ein. Hier wachsen sie nun wie ihre Vorgänger zu ihrer definitiven Grösse heran, lösen sich von dem Morula-artigen Zellhaufen los und gelangen ebenfalls zur Reifung und Befruchtung.

In der hier geschilderten Weise bildet das Weibchen, resp. das allein übrigbleibende Fortpflanzungsorgan desselben, die Axialzelle, eine grosse Anzahl von Eiern, die alle nach und nach austreten, denselben Vorgang stets wiederholend. Da die während des Wachstums sich so ausserordentlich variabel zeigenden Keime die Umhüllung der Axialzelle bilden, so kann dadurch besonders auf späteren Stadien der ursprünglich regelmässige Morulabau des Weibchens ein recht verändertes Aussehen gewinnen und kaum mehr als solcher zu erkennen sein. Es ist dann häufig mit Schwierigkeiten verbunden, seine Uebereinstimmung mit dem Bau der agametischen Individuen aufzudecken, zumal auch die Verhältnisse in der Axialzelle infolge deren Kleinheit und der Gedrängtheit ihrer Elemente schwer zu analysieren sind. Dazu kommt noch, dass die Vermehrung der späteren Eier sich nicht nur im Innern der Axialzelle, sondern auch ausserhalb derselben vollziehen kann (Fig. 64).

Eine weitere Schwierigkeit bei der Analyse bieten pathologische Kerngebilde, vielleicht auch eingedrungene Spermatozoen. Bei den meisten Arten finden sich nämlich gerade bei den Weibchen überaus häufig — aber immer in gewissen Grade vom Wirtstier abhängig — teils in der Axialzelle teils

Digitized by Google

zwischen den Aussen-Eiern kleine kompakte Kerne oder einseitig zusammengeballte Chromatinreste grösserer Kerne. Erstere liegen häufig in einem hellen Hofe. Zum weitaus grössten Teil handelt es sich hiebei sicher um pathologische Erscheinungen. Die kleinen kompakten Kerne können wohl von Kernteilungen einzelner Eier ohne darauffolgende Zellteilung herstammen, wie die bei der Entwicklung der agametischen Individuen beschriebenen rudimentären Kerne (S. 57 u. Fig. 40) denen sie ja zum Teil völlig gleichen. Die grösseren Kernreste gleichen vollkommen Bildern, wie sie bei degenerierenden Agameten angetroffen werden, und dürften wohl in derselben Weise degenerierte Eier darstellen, zumal da man sie öfters auch mit Protoplasmaresten beobachten kann.

Wheeler, der solche chromatische Gebilde in und um Weibchen auch gesehen hat, hat sie als eingedrungene Spermatozoen und im Anschluss daran das Weibchen, respective die Axialzelle desselben, als ein chemotaktisches Organ zur Anziehung derselben gedeutet. Doch ist diese Deutung nicht richtig, was abgesehen von anderen Gründen schon daraus hervorgeht, dass die betreffenden Gebilde in der Regel bedeutend grösser sind als die Spermatozoen. Möglich wäre es immerhin, dass es sich bei den von einem hellen Hof umgebenen kleinen kompakten Kernen in manchen Fällen um eingedrungene und nicht zur Verwendung gelangte Spermatozoen handelt, die hier zu Grunde gehen. Doch ist das kaum zu entscheiden. Im Gegenteil, es wird durch die pathologischen Kerngebilde, die sich auch an der Oberfläche der Weibchen finden können, gerade die Erkennung der Spermatozoen erschwert. Die durch die zahlreichen kleinen Kerne und Kerntrümmer verwirrten und schwer analysierbaren Bilder, die, wie gesagt, fast die Regel bilden, lassen auch die Vermutung gerechtfertigt erscheinen, dass der Zellhaufen des sog. Infusorigen's eventuell hermaphroditer und nicht, wie hier dargestellt, rein weiblicher Natur sei. Diese Ansicht ist jüngst von *Caullery* und *Mesnil* (1905[a]) ausgesprochen worden, die vor allem durch eine später zu besprechende andere Deutung des Männchens dazu geführt wurden. Auch ich habe zeitweilig im Laufe meiner Untersuchung diese Idee verfolgt, sie aber wieder aufgegeben. Denn dass es sich bei diesen kleinen Kernchen und Kernresten tatsächlich um pathologische Gebilde handelt, geht mit aller

Digitized by Google

Sicherheit daraus hervor, dass bei manchen Wirtstieren, besonders aber auch bei gewissen Arten, wie Dicyema macrocephalum, jede Spur von derlei Gebilden fehlt, während die Entwicklung der Weibchen und die Reifung und Befruchtung der Eier in ganz typischer Weise angetroffen werden. Die Spermatozoen müssen hier unbedingt von aussen eingedrungen sein. Die Tatsache, dass gerade bei der Geschlechtsgeneration in reicherem Masse derartige pathologische Vorgänge auftreten, findet sich ja sehr vielfach, besonders bei Protozoen. Ich erinnere hier nur an die Darstellung von *Schaudinn* (1902) bei Cyclospora. Am besten wird die Natur des Infusorigens als Weibchen sowie der ursprüngliche Typus in den Fällen erkannt, wo das Wachstum der Eier, — sowohl das der ersten, aus den Aussenzellen hervorgegangenen, wie das der späteren in der Axialzelle gebildeten — in gleichzeitigen Etappen vor sich geht. Das ist besonders bei Dicyema macrocephalum der Fall, wo man es häufig beobachten kann. Auch *Ed. van Beneden* hat ein derartiges typisches Beispiel abgebildet, wie ich selbst es kaum in so geradezu schematischer Klarheit gesehen habe und das ich deshalb hier kopiere (Fig. 66). Man sieht aussen den Kranz von Aussenzellen als völlig separat liegende, noch unbefruchtete Reifeier, dann einen zweiten Kranz von Eiern, die noch im Zusammenhang stehen, an Stelle der ursprünglichen Aussenzellen (2. Eigeneration), hierauf die Axialzelle mit somatischem Kern im Centrum und einem dritten Kranze von jungen Eiern in ihrem Protoplasma (3. Eigeneration). Die Axialzelle mit Inhalt und die sie umgebende zweite Eigeneration weisen somit in diesem Falle den typischen Dicyemidenbau auf.

Dass der Zellhaufen, den *Whitman Infusorigen* genannt hat, in der Tat das *Weibchen der Dicyemiden* ist, kann nach dem Obengesagten nicht mehr zweifelhaft sein. Vollkommen beweisend für die Auffassung als Weibchen ist die von mir gefundene Reifung und Befruchtung der von ihm gelieferten Keime wodurch sich dieselben als echte Eier erweisen. Dazu kommt noch die Uebereinstimmung in der Entwicklung des Infusorigens und in der Art der Keimbildung mit den gleichen Vorgängen beim agametischen Embryo, woraus hervorgeht, *dass diesem Zellhaufen die Bedeutung eines Individuums zukommt.* Diesen Schluss haben schon *Whitman* und *Keppen* aus

Digitized by Google

dieser wichtigen Uebereinstimmung gezogen. Da das Weibchen das Eltertier nie verlässt, ist eine weitgehende Rückbildung des ersteren möglich geworden, resp. die Weiterentwicklung über das embryonale kugelige Morulastadium hinaus ist vollkommen unterblieben. Durch die dauernde Lage im Eltertier war es möglich, dass die jungen Eier sehr früh aus der axialen Bildungsstätte des Weibchens austreten konnten, da sie ja ausserhalb desselben geradezu dieselben Bedingungen vorfanden im Protoplasma der Axialzelle des agametischen Grosselters. So konnte das weitere Wachstum der Weibchen ganz unterbleiben. Diese Verhältnisse lassen sich also vollkommen aus dem Zurückbleiben derselben im Eltertier verstehen.

Diese Eigentümlichkeit liefert aber auch zugleich das Verständnis für die auffallendste Tatsache bei dem Schicksal des weiblichen Tieres, *dass nämlich die den somatischen Aussenzellen der agametischen Individuen homologen Zellen zu Eiern werden.* Es ist klar, dass in Anbetracht seiner Lage das Weibchen keiner besonderen Zellen bedarf, die den Schutz der Eier, die Bewegung und Ernährung besorgen. All diese Funktionen werden von den Zellen des Eltertieres besorgt. Daher kann das Weibchen ganz in der Keimbildung aufgehen und dazu werden denn auch die sonst zu somatischen Zellen bestimmten Aussenzellen des embryonalen Weibchens verwendet. Hier hat also die Natur selbst ein Experiment in Bezug auf das *Determinationsproblem* gemacht, wie es den entwicklungsphysiologischen Versuchen in dieser Weise bisher noch nicht gelungen ist. *Durch das Verbleiben im Eltertier werden die Blastomeren des weiblichen Embryos selbständig und wachsen zu befruchtungsfähigen Eiern heran.* In gewissem Sinne erinnert dies Verhalten an die bekannten Experimente an Seeigelkeimen (*Driesch*, 1900), wo nach Isolierung der Blastomeren in mehr oder minder vollkommener Weise ganze Larven aus denselben hervorgingen. Aus dieser Tatsache folgt, *dass die somatischen Aussenzellen der Dicyemiden ursprünglich das ganze Keimplasma mitbekommen* haben oder, um mit *Driesch* zu reden, *dass sie die ganze prospective Potenz besitzen und erst im Laufe der weiteren Entwicklung, vielleicht durch das übermässige Wachstum und den engen Verband miteinander zu somatischen Zellen werden und die Fähigkeit zur Fortpflanzung verlieren.* Das stimmt auch überein mit den cytolo-

Digitized by Google

gischen Befunden bei der Zellteilung. Die zur Bildung der Aussenzellen führenden Teilungsvorgänge vollziehen sich alle durch die gleiche — Seite 38 beschriebene — cylindrische Teilungsfigur, die offenbar als vollständig homodynamisch aufgefasst werden muss. Eine solche Teilungsmechanik scheint mir aber — übereinstimmend mit *Boveri* (1904) — für eine differenzielle Chromatinverteilung untauglich. Nur die heteropole Mitose der Axialzelle führt zu einer inäqualen, differenziell verschiedenen Kernteilung und liefert einen von vornherein somatischen Kern, den Kern der Axialzelle. Und diese Axialzelle ist auch beim Dicyemidenweibchen in der Tat die einzige Zelle, die nicht zur Keimbildung verwendet wird, weil sie eben nicht dazu verwendet werden kann. Sie ist als einzige rein somatische Zelle von vornherein dem Untergang geweiht.

2. — Entwicklung und Bau der Mænnchen.

Die früheren Untersucher der Dicyemiden stimmen alle darin überein, dass sich die sog. infusorienförmigen Embryonen (Männchen) aus den Keimzellen des sog. Infusorigen's (Weibchen) entwickeln. Dass diese Angaben richtig sind, kann man bei jedem rhombogenen Dicyemid ohne weiteres sehen. Wir haben also hier den meines Wissens im ganzen Tierreich einzig dastehenden Fall, *dass die Weibchen aus Agameten, die Männchen dagegen aus befruchteten Eiern ihren Ursprung nehmen.* Nun muss man aber annehmen, dass ursprünglich auch die Männchen aus Agameten sich entwickelt haben (wie es heute noch bei den nahe verwandten Orthonectiden der Fall ist (*Caullery* und *Mesnil*, 1901), denn sonst hätte es ja überhaupt niemals befruchteten Eier geben können. Dass dies tatsächlich früher so war, lehren einige seltene Ausnahmefälle, die uns die phylogenetische Entstehung der jetzigen normalen Verhältnisse zu zeigen vermögen. *Keppen* (1892) giebt an, dass er einige Male beobachten konnte, dass sich Männchen direkt entwickelten ohne das Zwischenstadium des Infusorigens, d. h. also nach unserer jetzigen Auffassung, dass sie *direkt aus den Agameten* der agametischen Individuen ihren Ursprung genommen haben. Auch ich habe dieselbe Beobachtung einmal gemacht an Anfang meiner Untersuchun-

Digitized by Google

gen, wo ich, gleich *Keppen*, die Bedeutung dieses Falles infolge der noch unaufgeklärten Fortpflanzungs- und Geschlechtsverhältnisse der Dicyemiden noch nicht erkannt hatte. Ich habe daher damals versäumt, diesen Fall abzubilden — es war ein Totalpräparat in Nelkenöl.

Später fand ich nochmals in Präparaten von Dicyema typus (aus Octopus vulgaris) die reichlich primär-rhombogene Agamonten enthielten, Individuen, die direkte Entstehung der Männchen aus Agameten zeigten. In Figur 68 ist die Axialzelle eines sehr jungen derartigen Individuums abgebildet. Dieselbe enthält ausser dem somatischen Kern 4 Agameten und 2 männliche Embryonen, die sich durch ihre grosse Anzahl ziemlich gleicher Zellen von den entsprechend grossen agametischen und weiblichen Embryonen als solche zu erkennen geben. Bei älteren Individuen ist es allerdings häufig schwieriger als in diesem Falle zu entscheiden, ob die Männchen aus Agameten entstanden sind, da gewöhnlich mit der Möglichkeit gerechnet werden muss, dass das Zwischenstadium des Infusorigens, also das Weibchen, schon vollständig zur Eibildung aufgelöst sei. Immerhin ist auch hiebei häufig noch eine Entscheidung möglich. So hat auch *Ed. van Beneden* (1876) ein rhombogenes Dicyemid abgebildet, das die Entstehung der Männchen aus Agameten deutlich zeigt und das ich daher in Figur 67 wiedergebe. Die Abbildung zeigt ein sehr junges Dicyemid mit männlichen Embryonen. Bei dem jugendlichen Zustand dieses Tieres kann man wohl behaupten, dass dieses Individuum sog. primär-rhomgogen ist. In der Axialzelle enthält es ausser dem Primärkern einen Secundärkern, grosse Agameten und mehrere Entwicklungsstadien von männlichen Embryonen. *Ed. van Beneden* deutete zwar den Secundärkern als den übrig gebliebenen Kern des sog. Infusorigen's (Weibchen's), wonach also die Agameten doch Eier wären. Doch scheint mir diese Deutung nicht zutreffend. Eine derartige geringe Eibildung und baldige Erschöpfung des Weibchens, wie man sie hier in Hinsicht auf das jugendliche Alter des Dicyemids doch annehmen müsste, habe ich sonst niemals gefunden. Da der 2. Kern in der Axialzelle in der von mir beschriebenen Weise seine genügende Erklärung als Secundärkern findet, glaube ich diesen Fall mit ziemlicher Sicherheit in obigem Sinne auslegen zu können.

Digitized by Google

Danach können also auch heute noch in seltenen Fällen die Männchen sich aus Agameten entwickeln, was ja früher ausschliesslich der Fall gewesen sein muss. Nachdem sich aber einmal befruchtete Eier zu Männchen entwickelt haben, ist die ursprüngliche Entstehungsweise fast ganz in Wegfall gekommen. Das konnte insofern geschehen, als die Männchen sehr bald aus dem Elter resp. Grosselter ausschlüpfen und dann sofort auch den Wirt verlassen und in einen neuen eindringen. So finden sich in der Niere der Tintenfische immer Männchen, die aus andern Wirtstieren stammen, sodass die Eier der aus Agameten entstandenen Weibchen befruchtet werden können, ohne dass in diesem Wirt selbst schon Männchen gebildet worden sind.

Die Keime, woraus die Männchen entstehen, seien es nun wie gewöhnlich Eier oder seien es Agameten, zeichnen sich gegenüber dem Ausgangsmaterial der agametischen Individuen durch beträchtlichere Grösse aus. Während die reifen Agameten eine Grösse von 0.012-0.014 mm erreichen, zeigen die Eier, die sich zu Männchen entwickeln, fast die doppelte Grösse, nämlich etwa 0.021 mm. Auch die Agameten, aus denen Weibchen entstehen, sind grösser wie die übrigen, offenbar aber nicht so gross wie die zu Männchen werdenden Keime. Die Beobachtung, dass die jungen weiblichen Entwicklungsstadien sich durch ihre Grösse vor den agametischen auszeichnen, lässt wohl einen Rückschluss in diesem Sinne zu. Wenn man nun auch aussagen kann, dass die Keime, aus denen die verschiedenen Formen der Dicyemiden, die agametischen, weiblichen und männlichen ihren Ursprung nehmen, morphologisch verschieden sind, so kann doch daraus, wenigstens so lange diese Beobachtungen noch so lückenhaft sind, kein Schluss gezogen werden, wie weit etwa diese Verhältnisse für das Problem der Geschlechtsdifferenzierung von Bedeutung sind.

a) *Bau der Männchen.* (Vergl. hiezu Fig. 73-75.)

Ehe wir die Entwicklung der Männchen schildern, wollen wir aus praktischen Gründen zunächst eine Analyse vom Bau derselben geben.

Den Bau der Männchen hat *Ed. van Beneden* der Hauptsache nach richtig

Digitized by Google

beschrieben. Seiner für jene Zeit ausgezeichneten und erschöpfenden Darstellung haben die späteren Untersucher nichts hinzuzufügen vermocht. Der Bau des Männchens unterscheidet sich in mehreren Punkten von dem der agametischen Individuen, resp. Weibchen. Vor allem ist die Form eine ganz andere. Sie bleiben sehr klein und verwandeln ihre Gestalt nach dem kugelartigen Morulastadium, das auch ihnen zukommt, nur wenig; die Kugelgestalt geht nur in eine birnförmige über. Das zugespitzte Ende ist das Hinterende. Wie bei der agametischen Form kann man auch beim Männchen zwei Zelllagen unterscheiden : die Aussenzellen und die Axialzellen.

An den *Aussenzellen* hat *Ed. van Beneden* (1876) am Vorderende zwei verschiedene Organe unterschieden, die beiden *lichtbrechenden Körper* (r) und den Urnendeckel. Die ersteren liegen am vorderen Pole und bestehen aus 2 grösseren Zellen, einer rechten und einer linken. Jede besitzt einen kleinen Kern während der grösste Teil des Protoplasmas von dem lichtbrechenden Körper ausgefüllt wird. Dieselben scheinen ähnliche Bildungen zu sein wie die bekannten Augenflecke oder Stigmata der Flagellaten, die von *Francé* (1893) und *Schütt* (1895) näher beschrieben worden sind. Sie wären demnach als primitive, lichtempfindliche Organelle aufzufassen. Da die Männchen sofort ins Meerwasser auswandern und somit eine Zeit lang freilebende Tiere sind, können diese Organen in Funktion treten. Möglich wäre es übrigens auch, dass es sich dabei um Organe zum Eindringen in den andern Wirt handelt (ev. chemotaktischer Natur).

Das zweite Organ am Vorderende ist, nach *Ed. van Beneden,* der sog. *Urnendeckel.* Er besteht, nach ihm, aus 4 kleinen Zellen und liegt ventral von den lichtbrechenden Zellen. *Ed. van Beneden* hat den axialen Inhalt des Männchens als « Urne » bezeichnet und daher die sie abschliessenden 4 kleineren Aussenzellen « Urnendeckel ». Letztere werden, nach ihm, kleiner, verlieren den Kern und lösen sich leicht ganz ab. Diese letzteren Angaben habe ich an meinen Präparaten allerdings nicht ganz bestätigen können. Ich fand diese Zellen, wenn sie vorhanden waren, nicht derartig differenziert, sondern nur an dieser Stelle kleiner und dünner als die übrigen Aussenzellen. Es wäre möglich, dass diese Zellen bei ungenügender Conservierung leicht zusammenschrumpfen und dadurch die von *van Beneden*

Digitized by Google

mitgeteilten Bilder zu Stande kommen. Der ganze Inhalt der Urne kann an dieser Stelle ausgestossen werden, und da er, wie wir sehen werden, aus Spermatozoen besteht, so könnte man den sog. Deckel einfach als männliche Geschlechtsöffnung bezeichnen.

Der übrige Teil der Aussenzellen bildet den sog. *Wimperkörper*. Es sind epithelartig angeordnete Wimperzellen von feinwabigem Bau, die ihren embryonalen Charakter dauernd beibehalten. Die Wimpern sind alle nach hinten gerichtet und bedeutend länger als die der agametischen Individuen. Die Zellen des Wimperkörpers gleichen histologisch vollkommen den noch undifferenzierten Aussenzellen der agametischen Individuen.

Der Bau der Männchen lässt sich somit, was seine somatischen Aussenzellen betrifft, vollkommen mit dem eines embryonalen, noch undifferenzierten agametischen Individuums vergleichen. Sein ganzes Soma bewahrt, da das weitere Wachstum unterbleibt, den embryonalen Zustand und nur 6 Zellen erfahren eine weitere Differenzierung, indem die beiden, den Vorderpol einnehmenden lichtbrechende Organelle in ihrem Protoplasma bilden, während die 4 median-ventralwärts liegenden dünner werden (oder ganz fehlen) um später die Geschlechtsprodukte frei zu lassen.

Die von den Aussenzellen umschlossenen *axialen Zellen* hat *Ed. van Beneden* (1876) als *Urne* bezeichnet und nach ihrem Bau vollständig zutreffend beschrieben. Da in dieser Urne, wie obiger Autor (1882) richtig vermutet hat, Spermatozoen gebildet werden — was durch die Beobachtungen von *Keppen* und mir nun sicher gestellt ist — so kann man sie als *Hoden* bezeichnen.

Der *Hoden* besteht aus zwei grossen, rechts und links liegenden Zellen, die von der Ventralseite hier fast halbkugelig ausgehöhlt sind und in dieser Aushöhlung 4 weitere kleinere Zellen umfassen. Die grösseren bilden dadurch eine Schale oder Kapsel um die inneren und *Ed. van Beneden* hat sie daher als *Urnenkapsel* bezeichnet. Die 4 kleinen Zellen besitzen ursprünglich wie die grossen je einen Kern, der aber sehr bald vermehrt wird, sodass in der Regel 4 Kerne darin zu beobachten sind. Wegen ihres im Leben granulierten Aussehens nannte sie Ed. van Beneden *corps granuleux*. Da ich an ausgeschwärmten Männchen (Fig. 75) beobachtet habe, dass diese

Digitized by Google

granulierten Körper echte Spermatozoen gebildet hatten, so können sie als *Ursamenzellen* (u s z) bezeichnet werden.

Es fragt sich jetzt nur noch, als was die beiden eigentümlichen Zellen aufzufassen sind, die die sog. *Urnenkapsel* bilden. Meiner Ansicht nach repräsentieren sie den somatischen Teil des männlichen Fortpflanzungsorganes, also die *Nährzellen* und sind somit der Axialzelle der agametischen Individuen und Weibchen homolog. Die Besonderheiten jener gegenüber, ihre Zweizahl und der Umstand, dass die Keimzellen ausserhalb ihres Protoplasmas liegen, sind nicht derart, dass sie dieser Homologisierung Schwierigkeiten bereiten können. Wenn wir letzteren Punkt zuerst ins Auge fassen, so scheint mir, dass die Verhältnisse, wie sie beim Männchen liegen, sogar als die ursprünglichen zu betrachten sind. Aus dem Vergleich der multiplen Fortpflanzungsvorgänge bei den Protozoen kann man den Schluss ziehen, dass die endogene Zellbildung aus der gewöhnlichen Zellteilung hervorgegangen ist durch fortgesetzte Kernteilung ohne darauffolgende Zellteilung. Dieselbe Ansicht über die endogene Zellbildung wird auch botanischerseits von *Strassburger* (1879) vertreten. Darnach wird man aber zu dem Schluss berechtigt sein, dass die Abtrennung der Urkeimzellen von den somatischen Zellen des Fortpflanzungsorganes, wie das beim Männchen vorliegt, das ursprünglichere ist und dass die Verhältnisse, wie sie sich bei den agametischen Individuen und den Weibchen finden, von jenen abzuleiten sind durch das Unterbleiben der Zellteilung nach der ersten inäqualen Kernteilung und das darauffolgende starke Wachstum der Axialzelle. Zu diesem Schluss wird man auch durch den Vergleich mit den auch sonst ursprünglicheren Orthonectiden geführt, die hierin mit den Männchen übereinstimmen. Die Zweizahl der Nährzellen des Hodens kann als geringe Modifikation der Entwicklung des Männchens gegenüber den beiden andern Formen betrachtet werden, die gleichfalls aus denselben Gesichtspunkten heraus ihre Erklärung finden kann. Bei den Agamonten werden ja dafür die Secundärkerne gebildet. Die beiden Zellen der sog. Urnenkapsel werden daher wohl am einfachsten wie bei den Agamonten *Axialzellen* (a z) genannt.

Digitized by Google

b) *Entwicklung der Männchen.*

Auch die Entwicklung der Männchen hat *Ed. van Beneden* (1876) schon in ziemlich zutreffender Weise beschrieben und durch eine Reihe von Abbildungen belegt, während seine Nachfolger zu diesem Punkte nichts oder wenig (*Keppen*, 1882) beitrugen. Da auch ich bezüglich der ersten Vorgänge bis zum Morulastadium der Darstellung *Ed. van Beneden*'s nichts Neues hinzuzufügen habe, — abgesehen von der 1. Furchungsteilung, die aber im Anschluss an die Befruchtung im nächsten Abschnitt erst behandelt werden soll, — so kann ich mich darüber kurz fassen. Nach dem Zweizellenstadium teilen sich die beiden gleichen Zellen entweder gleichzeitig oder kurz hintereinander wiederum äqual. Die Teilung vollzieht sich im Gegensatz zu 1. Furchungsteilung in ähnlicher Weise, wie wir es bei der Teilung der Agameten und der Entwicklung der indifferenten und weiblichen Individuen kennen gelernt haben. Die beiden Teilungsfiguren kreuzen sich dabei, sodass ein Vierzellenstadium aus 4 über's Kreuz gestellten Zellen zu Stande kommt, wie es auch *Ed. van Beneden* (1876) auf Tafel 3, Figur 10, abgebildet hat. Dann folgt ein Achtzellenstadium, das entweder aus 8 gleichen oder etwas verschieden grossen (4 grösseren und 4 kleineren) Zellen besteht (siehe *van Beneden*, 1876, Taf. 3, Fig. 12). Die weiteren Teilungen verlaufen nicht mehr gleichzeitig und es kommt schliesslich ein kugeliges oder wenig langgestrecktes Morulastadium zu Stande von circa 16 nur wenig in der Grösse differierenden Zellen. Dasselbe zeichnet sich dem gleichen Stadium der agametischen Individuen gegenüber durch seine Grösse, reichlichere Zellenzahl und geringe Grössenunterschiede der einzelnen Zellen aus.

Von nun an kann man einige Zellen des Haufens als besondere erkennen. Dieselben liegen im Centrum des Embryos. In der Regel sind es 2 grössere und 2 kleinere (Fig. 69). Dass die beiden grösseren die Zellen der sog. Urnenkapsel, kurz die eigentlichen Axialzellen sind, ergiebt sich aus den späteren Bildern mit aller Sicherheit. Dagegen ist es schwieriger zu entscheiden, ob die beiden kleineren (u s z) den 4 Ursamenzellen (corps granu-

Digitized by Google

leux) oder den Zellen des sog. Urnendeckels den Ursprung geben. *Ed. van Beneden* hat das letztere angenommen, und bei einem Vergleich mit seinem nächsten älteren Stadium, das etwa mit unserer Figur 73 übereinstimmt (vergl. Taf. 3, Fig. 16 und 17, bei *Ed. van Beneden*, 1876), scheint dies auch das nächstliegendste. Dazwischenliegende Stadien, die *Ed. van Beneden* noch nicht gehabt hatte, haben mich dagegen zu der ersten Auffassung geführt. In den Figuren 70 und 71 sind zwei derartige Fälle abgebildet. Dabei kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die 4 kleinen Zellen im Innern die Ursamenzellen darstellen (Urneninhalt, corps granuleux). Da aber in diesen Embryonen ausser den 2 grossen darunterliegenden Zellen (der sog. Urnenkapsel) noch keine weiteren Zellen differenziert sind, so erscheint der Schluss gerechtfertigt, dass diese 4 Ursamenzellen von den 2 kleinen Zellen des vorigen Stadiums (Fig. 69) abstammen. Noch eines besonderen Falles möchte ich erwähnen, der in Figur 72 abgebildet ist und der noch deutlicher zeigt, dass die 4 Ursamenzellen vor den Zellen des Urnendeckels zu erkennen sind. Es handelt sich um einen abnormer Weise stark in die Länge gestreckten männlichen Embryo, der dadurch eher an einen agametischen Embryo erinnert. Derselbe zeigt deutlich die 4 über's Kreuz gestellten Ursamenzellen, sonst aber keine weiteren Differenzierungen, also nicht einmal die 2 Zellen der sog. Urnenkapsel. An Embryonen von Dicyema typus, die ich zuletzt noch untersuchte, habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass bei dieser Art die hier abnormer Weise bei Dicyema truncatum gefundenen Verhältnisse die normalen sind, dass also die 4 Ursamenzellen sich stets als erste erkennbare Differenzierung darbieten.

Leider ist es mir bisher trotz vieler darauf gerichteter Mühe nicht gelungen die Herkunft der 4 Ursamenzellen zu ermitteln. Ich habe stets nur die 4 fertigen Ursamenzellen oder die 2 axialen Nährzellen mit 2 resp. 4 Ursamenzellen als differenzierbare Elemente in dem Zellhaufen des Morulastadiums beobachten können. Nur zweimal habe ich im Centrum desselben eine Mitose gesehen, die heteropol zu sein schien. Da aber die Färbung nicht genügend differenziert war, kann ich darüber nichts Bestimmtes angeben. Bei der Gelegenheit möchte ich bemerken, dass es mir selten gelungen ist, gute scharf

Digitized by Google

differenzierte Bilder von Männchen zu erhalten und dass dadurch das Studium derselben sehr erschwert ist.

Dagegen habe ich mit Sicherheit beobachten können, dass die 4 Ursamenzellen und ebenso die 2 Axialzellen von ihrer ersten Erkennung an im Centrum liegen und von einem Kranz äusserer Zellen vollkommen umschlossen sind, also genau wie beim agametischen Embryo. *Ed. van Beneden* (1876) war dagegen der Ansicht, dass diese axial gelegenen Zellen, spec. die 4 späteren « corps granuleux » anfangs aussen liegen und erst später durch das weitere Wachstum der Zellen des sog. Urnendeckels in das Innere geraten. Nach ihm sollen ja auch diese letzteren den 4 Ursamenzellen erst den Ursprung geben. Dass diese Ansicht nicht zutreffend sein kann, geht aus den oben mitgeteilten Befunden über die frühzeitige Differenzierung der Ursamenzellen mit Sicherheit hervor. Von der centralen Lage derselben, wenn sie auch bei der häufig ungenügenden Färbung der Männchen oft kaum festzustellen ist, kann man sich aber bei einigermassen guter Färbung besonders an macerierten Embryonen schon auf den frühsten Stadien überzeugen.

Bei der Weiterentwicklung werden nun die beiden grossen Axialzellen die bisher von vorn her durch die Ursamenzellen nur wenig eingebuchtet waren (Fig. 70, 71) zur typ. sog. Urnenkapsel, und zwar dadurch, dass sie bedeutend grösser werden und dabei die Ursamenzellen umwachsen, sodass dieselben auf 3 Seiten vollkommen von den beiden Axialzellen umgeben sind. Nur vorn ventral grenzen dann noch die Ursamenzellen direkt an die Aussenzellen, respective die Zellen des sog. Urnendeckels. Die Axialzellen werden dadurch von vorn ventral tief konkav ausgehöhlt und haben dadurch ihre charakteristische schalenartige Gestalt bekommen. Die Figuren 73 bis 75 zeigen diese Verhältnisse besser als jede weitläufige Beschreibung (vergl. auch Taf. 3, Fig. 43, bei *Ed. van Beneden*, 1876). Es ist dabei nur zu bemerken, dass auf den Figuren 73 und 75 der Embryo vom Bauch, auf Figur 74 dagegen von der Seite dargestellt ist und demgemäss im letzteren Falle nur 1 Axialzelle zu sehen ist. Im ausgewachsenen Embryo enthalten die Axialzellen eine grosse Anzahl von Granulationen, die besonders an der innern konkav ausgehöhlten Zellwand, als an der Grenze gegen die

Digitized by Google

Ursamenzellen, stark angehäuft sind (Fig. 74). Auch *Ed. van Beneden* hat dies schon gesehen und abgebildet. Anfangs treten diese Granulationen, die sich mit Kernfarbstoffen schwach färben, in geringer Anzahl in der Umgebung der Kerne auf (Fig. 73) und sammeln sich erst später in der erwähnten Weise an der inneren Zellwand an. Nach diesen Beobachtungen bin ich geneigt, sie für chromidienartige Bildungen zu halten, die vermutlich mit regen Stoffwechselvorgängen (Ernährung der Samenzellen) in Beziehung stehen (Fig. 74 und 75).

Die 4 Ursamenzellen stehen in der Regel von Anfang an über's Kreuz (Fig. 70 und 72) und zwar in Form eines Tetraeders. Ausnahmsweise habe ich bei älteren Embryonen von Dicyema typus auch einmal dieselben in einer Ebene nebeneinander gelagert gefunden, wie das *Ed. van Beneden* bei seinen Embryonen derselben Art beobachtet hat. Auch die häufig vorkommende ungleiche Grösse der 4 Ursamenzellen, die *Ed. van Beneden* für Dicyema typus hervorgehoben hat, kann ich bestätigen. Anfangs besitzen die Ursamenzellen einen Kern, dessen chromatische Substanz in einigen grösseren Klumpen an der Kernmembran liegt. Später sieht man 2, 3 und 4 Kerne in jeder der Zellen. Wie diese Kernvermehrung zu Stande kommt, konnte ich leider bisher noch nicht beobachten. Häufig sind die Kerne einer Zelle verschieden gross, meist einer etwas grösser als die andern; doch scheint dies nicht konstant zu sein, sondern mehr ein Zufall. Die Vorgänge der Samenbildung vollziehen sich nicht weiter als bis zu diesem Stadium, solange die Männchen in der Axialzelle ihrer Eltern respective Grosseltern liegen. Aber auch wenn sie dieselben verlassen haben und frei in der Nierenflüssigkeit der Tintenfische herumschwimmen, geht die Entwicklung nicht weiter. Eine Beobachtung kann man an den freien Männchen öfters machen, die gleichfalls *Ed. van Beneden* schon mitgeteilt hat, dass nämlich manchmal zwischen Axialzellen und Ursamenzellen ein Zwischenraum sich gebildet hat, der durch eine Flüssigkeit ausgefüllt scheint. Die letzteren Zellen liegen dann frei suspendiert innerhalb der von den Axialzellen gebildeten Schale (Fig. 75).

Ehe wir die weiteren Schicksale des Männchens verfolgen, haben wir noch kurz der Differenzierungen der Aussenzellen zu gedenken. Bezüglich

Digitized by Google

des sog. Urnendeckels habe ich schon bei dem Baue der Männchen betont, dass ich die weitgehende Differenzierung dieser 4 Zellen, die *Ed. van Beneden* beschrieben hat, nicht beobachten konnte. Aus den obigen Mitteilungen über die Entwicklung geht hervor, dass sie auch hiebei nicht so frühzeitig zu erkennen sind, wie *Ed. van Beneden* angenommen hatte. Ich habe im Gegenteil nur ausnahmsweise überhaupt einmal besondere Zellen auffinden können, die ev. als Anlage eines solchen Organes gedeutet werden konnten. In Figur 73 ist einer dieser wenigen Fälle abgebildet. Es handelt sich um die beiden vor den Ursamenzellen gelegenen Zellen. Vielleicht kommt aber auch in diesen Fällen die Differenzierung dieser Zellen nur dadurch zu Stande, dass dieselben direkt den Ursamenzellen aufliegen, während alle übrigen Aussenzellen an die Axialzellen grenzen. Ich habe den Eindruck gewonnen, dass der sog. Urnendeckel überhaupt keine besondere Differenzierung darstellt, sondern dass es sich dabei nur um etwas dünnere Aussenzellen handelt, die dadurch und durch ihre direkte Lagerung auf den Ursamenzellen als besonderes Organ imponieren.

Bezüglich der beiden stark lichtbrechenden Zellen am Vorderpole und der wimpertragenden Aussenzellen habe ich den Angaben *Ed. van Beneden*'s nichts besonderes hinzuzufügen und ich will nur nochmal daran erinnern, dass diese Differenzierungen am männlichen Embryo noch innerhalb seines Entstehungsortes auftreten.

Das Männchen verlässt seinen Entstehungsort, die Axialzelle seines Grosselters, wenn die Kerne der Ursamenzellen sich auf 4-8 vermehrt haben. Dann dringt es in derselben Weise wie das junge agametische Individuum durch die Rumpfzellen des Grosselters und schwimmt dann im Nierensack des Wirtes lebhaft umher. Doch bleibt es nicht wie die Agamonten hier, sondern verlässt auch den Wirt, was durch die Nierenöffnungen bei der Entleerung des Harnes leicht geschehen kann. Da die Harnentleerung bei den Tintenfischen sehr häufig geschieht, so sind in denselben freie Männchen stets nur in geringer Anzahl anzutreffen. Dieser Umstand macht die Untersuchung der Samenbildung sehr schwierig, da dieselbe sich während des Aufenthaltes des Männchens im Seewasser ev. erst nach dem Eindringen in einen neuen Wirt vollzieht. Aus diesen Gründen habe ich bisher

Digitized by Google

noch nichts darüber ermitteln können und nur einmal in einem weiter unten besprochenen Fall ausgebildete Spermatozoen beobachtet.

Dass die Männchen in der Tat in Seewasser auswandern, steht fest. Schon die ältesten Untersucher der Dicyemiden, *Erdl* (1843) und *Köllıker* (1849) haben sie im freien Seewasser und an der Oberfläche verschiedener Seetiere gesehen. Da die Cephalopoden, abgesehen von den pelagischen Formen, die keine Parasiten enthalten (Loligo) oder sehr selten infiziert sind (Sepiola rondoletti), mehr oder minder gesellig am Boden leben, so hat das Eindringen der Männchen in neue Wirte keine Schwierigkeit. Wenn auch die Einwanderung der Männchen nicht direkt beobachtet werden konnte, so kann dies aus andern Beobachtungen mit Sicherheit geschlossen werden. Wie schon erwähnt, verlassen die Männchen das Eltertier und den Wirt desselben, wenn die Spermatozoen noch nicht ausgebildet sind. Ich habe in einer Sepianiere aber freie Männchen beobachtet, die ausgebildete Spermatozoen besassen. Die agametischen Dicyemiden dieser Sepia — sie war 3 $^1/_2$ cm lang — waren fast alle noch im nematogenen Zustand, nur bei wenigen hatte die Entwicklung der Weibchen begonnen ev. waren schon einige Eier befruchtet. Doch konnten keine Entwicklungsstadien von Männchen, geschweige denn ausgebildete, beobachtet werden. *Das oben erwähnte Männchen mit den ausgebildeten Spermatozoen muss also von aussen eingedrungen sein.* In Figur 75 ist es nach dem Leben abgebildet. Vorn liegen die beiden Polzellen mit den lichtbrechenden Körpern, daran schliesst sich der Kranz bewimperter Rumpfzellen. Im Centrum sieht man die Nährzellen des Hodens (Axialzellen [a z]) eine halbkugelförmige Schale bilden, in der noch ein Teil (2) der ursprünglichen Ursamenzellen frei liegt, während die anderen offenbar schon in die einzelnen stecknadelförmigen Spermatozoen zerfallen sind, die man lebhaft sich bewegen sah. Dieselben glichen hier sowohl wie in den Fällen von *Keppen* ganz den von *Metschnikoff* entdeckten und abgebildeten Spermatozoen der Orthonectiden, sowie den einmal von mir beobachteten Spermatozoen in der Axialzelle eines Geschlechtsbrut führenden (rombog.) agametischen Individuums.

Aus diesem Befund geht mit Sicherheit hervor, dass die sog. infusorienförmigen Embryonen in der Tat die Männchen sind, wie dies *Ed. van Be-*

Digitized by Google

neden (1882) aus gewissen Beobachtungen und auf Grund des Vergleichs mit den Orthonectiden schon geschlossen hatte.

3. — Reifung und Befruchtung der Eier.

Im Umkreis des Weibchens findet man stets Spermatozoen, die offenbar von aussen durch die Rumpfzellen des agametischen Eltertieres eingedrungen sind. An conservierten und gefärbten Präparaten ist nur der stark chromatische Kopf dieser Spermatozoen wahrzunehmen, wobei allerdings aus den auf Seite 72 erörteten Gründen dieselben schwer von pathologischen rudimentären Kernen der Weibchen zu unterscheiden sind. Doch habe ich am lebenden Objekt einige Male die Spermatozoen lebhaft in der Axialzelle sich bewegen sehen. Sie erwiesen sich im Bau und in den Bewegungen als völlig identisch mit den im reifen Männchen ausgebildeten Spermatozoen (Fig. 75). Die Beobachtung wurde bei Dicyemiden aus derselben Sepia gemacht, aus der auch das eingedrungene reife Männchen stammte. Die an conservierten und gefärbten Präparaten stets nachzuweisenden Spermatozoenköpfe stimmen in Bau und Grösse mit den lebend beobachteten völlig überein, sodass es wohl zweifellos erscheint, dass diese kleinen, kugeligen Chromatingebilde Spermatozoen sind, die offenbar sehr bald ihren Schwanz verloren haben.

a) *Die beiden Reifungsteilungen.*

Klare Bilder von Reifungsstadien sind ziemlich selten, wenn man auch fast um jedes Weibchen herum Eier findet, die gewisse darauf bezügliche Vorgänge zeigen. Die Vorgänge scheinen sich sehr rasch abzuspielen. Auch die Richtungskörper gehen offenbar sofort zu Grunde. So bin ich leider trotz 4-jähriger Beschäftigung mit der Fortpflanzung der Dicyemiden, wobei dieser wichtiger Punkt immer wieder in Angriff genommen wurde, nicht in der Lage, eine geschlossene Schilderung der Reifungserscheinungen zu geben. Doch soviel steht fest, dass unbedingt zwei Reifeteilungen sich rasch hintereinander folgen, wodurch zwei Richtungskörper gebildet werden. Also

Digitized by Google

im Princip dieselben Vorgänge, wie sie bei der Eireifung aller Metazoen und vieler Protozoen sich finden. Bemerken will ich noch, dass Reife- und Befruchtungsstadien bei Dicyemennea gracile am leichtesten aufzufinden und zu untersuchen sind. Die Elemente in der Axialzelle liegen hier nicht so gedrängt und sind zudem erheblich grösser. Wo nicht besonders bemerkt, stammen die beschriebenen Stadien von dieser Art.

Am wenigsten vermag ich über das Schicksal der chromatischen Substanz bei diesen Reduktionsteilungen mitzuteilen. Dieselben Momente, die es bisher unmöglich machten, bei der Teilung und Entwicklung der Agameten die Zahl der Chromosomen festzustellen, sind auch hier vorhanden. Neben der Kleinheit des Objekts ist es besonders die Verkittung der Chromosomen durch Plastin, wodurch sie erstens sehr wenig individualisiert erscheinen und dann färberisch wenig differenziert darzustellen sind. Es scheint dass die Zahl nicht einmal sehr gross ist — manchmal konnte ich etwa 30 zählen — und so gelingt es künftig vielleicht doch noch, nach Auffindung reichlicherer Stadien auch über diese Verhältnisse Klarheit zu schaffen. Bemerken möchte ich, dass ich einige Male nach der Auflösung des Keimbläschens Bilder beobachten konnte, die ganz den Eindruck von Vierergruppen machten.

Völlige Sicherheit über die Richtigkeit der Auffassung kann nur in Bezug auf die Figuren 77, 78 und 80, 81 angenommen werden. Hier kann kein Zweifel darüber bestehen, dass wir die 2. Reifungsteilung respective das Ende derselben vor uns haben. Bei Figur 77 sehen wir das Protoplasma zur Bildung des ersten Reduktionskörpers in einen Fortsatz ausgezogen, an dessen Spitze einige Chromosomen wahrzunehmen sind. Die sich durch das ganze Ei erstreckende Spindel schien heteropol gebaut zu sein ganz wie die erste Spindelfigur der Axialzelle des agametischen Individuums. Da jedoch die Figur infolge ungenügender Färbung auf der linken Seite nicht deutlich zu beobachten war, halte ich eine Täuschung nicht für ausgeschlossen. Auch durch Rollen unter dem Deckglas — es handelte sich um ein durch Zertrümmern des ganzen Tieres unter dem Deckglas isoliertes Ei — konnte kein sicheres Urteil darüber gewonnen werden. Der Spermakern ist in dieses Ei offenbar erst kurz eingedrungen. Er liegt in einem hellen Hof an der Peripherie des Eies und der Hof grenzt mit breiter Fläche

Digitized by Google

an die Zellmembran. Noch klarer liegen die Verhältnisse bei den Figuren 78 und 79, die von Dicyema truncatum stammen. Hier ist die erste Polocyte ganz abgeschnürt, die 2. Richtungsspindel befindet sich am Ende der Metaphasen. Beide Tochterplatten stehen durch Spindelfasern miteinander in Verbindung. Von der untern (Fig. 78), die zum Eikern wird, verläuft ausserdem noch ein Kegel von Strahlen bis gegen die Mitte des Eies. Durch diese *Polstrahlungen unterscheiden sich die Reifeteilungen sowie die 1. Furchungsteilung von allen übrigen Teilungen,* die während des Lebenscyclus der Dicyemiden vorkommen. Der Spermakern ist schon weiter in's Eiprotoplasma eingedrungen und um denselben ist nur ein schwacher Hof ausgebildet. Ein ganz ähnliches Stadium der Metaphasen zeigt Figur 79. Der Bau der achromatischen Figur ist ganz der gleiche, nur liegt die eine Tochterplatte schon in einer Protoplasmavorwölbung. Die Chromosomen liegen an den beiden Polen der Spindelfigur in eine Plastinunterlage eingebettet und scheinen in grösserer Zahl vorhanden zu sein als in Figur 78. Da dieses Ei von einer andern Art — Dicyemennea gracile — stammt, so ist die grössere Zahl der Chromosomen nicht verwertbar für den Entscheid, ob in diesem die 1. oder die 2. Reifeteilung vorliegt. Die Verhältnisse der achromatischen Teilungsfigur, die ganz denen der Figur 78 gleichen, und des Spermakern's lassen sie mir eher als zweite Reifungsteilung erscheinen.

Dagegen kann vielleicht Figur 76 als Endstadium der 1. resp. Beginn der 2. Reifungsteilung aufgefasst werden. Die sich gerade abschnürende Polzelle wäre als 1. Polocyte zu deuten, in der die Tochterplatte zu einem einheitlichen chromatischen Körper verschmolzen ist, während im Centrum des Eies die 2. Tochterplatte, von der noch Fasern gegen die Polocyte ausgehen, mit getrennten Chromosomen bestehen bleibt, um voraussichtlich direkt in die Aequatorialplatte der 2. Reifungsteilung überzugehen. Falls diese Deutung, die ich aber mit aller Reserve ausspreche, richtig ist, muss das Bild, das in den Figuren 83 und 84 dargestellt ist, und das ich häufig beobachtet habe, als das Ende der Reifeerscheinungen betrachtet werden. Unten wäre der aus der 2. Reifeteilung hervorgegangene, in Rekonstruktion begriffene Eikern mit dem Spindelrest, während rechts oben der einge-

Digitized by Google

drungene Spermakern in seinem charakteristischen, hellen Hofe liegt. Der Eikern zeigt dasselbe Verhalten wie die Eikerne im Stadium der Metaphase auf den Figuren 78 und 79 und die von ihm ausgehende Strahlung, resp. der Rest der Spindel stimmt gleichfalls mit den achromatischen Figuren dieser beiden zweiten Reduktionsteilungen überein. Der als Ende der ersten Reduktionsteilung aufgefasste Fall (Fig. 76) weist dagegen in seinen chromatischen und achromatischen Teilen ganz andere Verhältnisse auf.

Das zuletzt beschriebene (Fig. 83, 84) war das erste und lange Zeit einzige Reife- und Befruchtungsstadium, das ich beobachten konnte, und ich hatte es anfangs so gedeutet, dass ich den Eikern für den mit einer Strahlung umgebenen Spermakern hielt. Aus dem Vergleich mit den später aufgefundenen Reifungsteilungen (bes. den Fig. 78 und 79) ging aber mit Sicherheit hervor, dass es der Eikern — sei es nun nach oder vor der zweiten Reduktionsteilung — mit dem Rest der achromatischen Spindelfigur ist.

Wenn die von mir versuchten Deutungen der Bilder richtig sind, so würden die beobachteten Fälle alle der zweiten Reifeteilung angehören und das früheste zur Beobachtung gelangte Stadium wäre das Endstadium der ersten (Fig. 76). Die weiteren Bilder würden sich etwa in der Reihenfolge anschliessen, wie sie auf der Tafel zusammengestellt sind. Möge dieselbe nun richtig sein oder nicht, als gesichertes Resultat können wir aus den Beobachtungen jedenfalls entnehmen, dass zwei Richtungskörper gebildet werden genau wie bei allen Eiern der Metazoen. Dass es sich hiebei tatsächlich um echte Reduktionsteilungen handelt und nicht etwa um pathologische Kernteilungen, wie bei der Entwicklung der Agamonten und Weibchen, beweist neben dem *typischen* (Polstrahlungen) und *regelmässigen* Vorkommen derselben vor allem die lückenlose Serie von Befruchtungsstadien, die teils zugleich teils in Gefolge derselben gefunden wurden.

Die Teilungsfiguren bei der Bildung der Reduktionskörper durchsetzen wie alle Spindeln der Dicyemiden die ganze Zelle. Für die Reifeteilungen sind derartige Teilungsfiguren meines Wissens nur bei den Plattwürmern bekannt, bei denen sie in neuerer Zeit von *Halkin* (1902), *Goldschmidt* (1902 und 1905), *Janicky* (1903), *Kathariner* (1904), *Breslau* (1904) für verschiedene Formen beschrieben worden sind.

Digitized by Google

b) *Das Spermatozoon im Ei.*

Das Eindringen des Spermatozoon's in das Ei habe ich im Leben nicht beobachtet. Dieser Vorgang vollzieht sich stets während, vielleicht sogar vor den Reifeerscheinungen. Die frühesten Stadien scheinen mir in den Abbildungen 77 und 84 vorzuliegen, wo der nur wenig vergrösserte Spermatozoenkopf in einem hellen Hofe liegt, der noch mit der Eioberfläche in Berührung ist. Dann rückt das Sperma mit seinem Hofe von der Eimembran in die Tiefe, was auf Figur 83 zu sehen ist, die zugleich eine Teilung oder Einschnürung des kompakten Spermakernes zeigt. Doch scheint dies ein aussergewöhnlicher Fall zu sein. Während bei Figur 83 der helle Hof noch durch einen schmalen Fortsatz mit der Eimembran in Berührung war, liegt er auf den Figuren 78 und 79 im Innern des Eiprotoplasma's. Auf Figur 79 ist er deutlich gegen das Eiprotoplasma abgegrenzt und von dessen Peripherie aus verlaufen einige radiär gestellte Wabenwände nach dem Spermakopf. Dadurch sieht das Bild einem kleinen Kern ähnlich, dessen Chromatin im Nucleolus (Spermakopf) vereinigt ist. Auf diese Weise wird offenbar der männliche ruhende Vorkern gebildet.

Die weiteren Veränderungen des Spermakernes im Ei sowie die Rekonstruktion des Eikernes ist in den Figuren 80, 82 und 85, 86 wiedergegeben. Zunächst lockert sich die bisher kompakte Chromatinmasse auf und bildet einen chromatischen Ring um ein centrales Korn (Centriol?) (Fig. 80). Dann zerfällt die ganze Chromatinmasse in eine Anzahl Brocken, die sich in dem hellen Hof zerstreuen, wo sie dann in den Knotenpunkten des mittlerweile entstandenen Maschenwerkes (Liningerüst) liegen (Fig. 81, 82). Dadurch ist schon das Bild eines kleinen männlichen Vorkernes hervorgerufen, der nun durch weitere Auflockerung, durch schärfere Herausdifferenzierung einer Membran und Abrundung zum definitiven Vorkern wird. Während dieser Veränderungen des männlichen Kernes ist er zugleich auch weiter in's Innere des Eies gewandert (Fig. 80, 82 und 85, 86). Hand in Hand damit hat sich auch der Eikern aus der Tochterplatte der 2. Reifeteilung in bekannter Weise zu einem ruhenden Vorkern umgewandelt, was

Digitized by Google

auf den Figuren 81, 82, 85 und 86 deutlich zu sehen ist. Figur 81, auf der auch noch der 2. Reduktionskörper durch einen dünnen Stiel am Reifei hängt, zeigt noch die ursprüngliche Lage des sich rekonstruierenden Eikernes am Schlusse der 2. Reifungsteilung, also ganz am entgegengesetzten Ende der Zelle wie die Polocyte, direkt an der Zellwand (vergl. Fig. 84). Weiterhin rückt er dann gleich dem Spermakern in's Centrum des Eies. Hinweisen möchte ich noch auf 2 stark färbbare Körperchen, die entweder in einem langgestreckten (Fig. 85) oder 2 getrennten hellen Höfen (Fig. 82, 86) liegen. Vermuthlich stellen sie Centrosomen (Centriolen) dar. In Figur 85 wäre das Bild wohl als Teilungsstadium des ursprünglichen (von Spermatozoon eingeführten?) Centriols aufzufassen; in Figur 82 wären die beiden Teilprodukte desselben schon auf die beiden entgegengesetzten Seiten (Pole) des Eikerns gewandert.

Das Endresultat der Veränderungen von Ei- und Samenkern, das in den Figuren 87 und 88 abgebildet ist, ist sehr häufig zu beobachten. Die beiden Vorkerne liegen als bläschenförmige, ruhende Kerne im Innern des Eies nebeneinander und lassen sich dann weder durch ihre Grösse noch sonst wie voneinander unterscheiden. Nur auf Figur 87 sind sie in der Grösse noch etwas verschieden; ich vermute, dass der kleinere den männlichen Kern vorstellt. An diesem Ei ist auch noch der Rest eines Richtungskörperchens wahrzunehmen. Dieses Ruhestadium der beiden Vorkerne scheint ziemlich lange anzudauern, was sich daraus schliessen lässt, dass es das am häufigsten zu beobachtende Befruchtungsstadium ist. Solche länger ruhende Vorkerne sind ja bei der Befruchtung der Metazoen vielfach bekannt, ich erinnere nur an die Verhältnisse bei Ophryotrocha (*Korschelt*, 1895), Ascaris, und vor allem bei der Maus (*Sobotta*, 1895), die den hier geschilderten äusserst ähnlich sind.

Auch den früheren Untersuchern der Dicyemiden ist dieses Stadium aufgefallen und es findet sich sowohl bei *Ed. van Beneden* (1876, Tab. 1, Fig. 13, g. 3) als bei *Whitman* (1882, Fig. 111) abgebildet. Beide haben aber, da sie ja den Zusammenhang mit den übrigen Reife- und Befruchtungsstadien nicht kannten, dasselbe auch nicht als solches erkannt. Sie fassten die beiden Kerne als das Resultat einer Kernteilung auf, die der Zellteilung vorausgegangen sei. Die eigentliche Zellteilung — es handelt

Digitized by Google

sich dabei stets um die erste Furchungsteilung der Eier, während bei den Teilungen der Agameten nie derartige Bilder mit 2 Kernen beobachtet wurden — solle dann nachfolgen. Dass diese Annahme nicht richtig, geht schon aus obiger Darstellung hervor und wird besonders noch durch die folgende Schilderung der ersten Furchungsteilung bewiesen.

c) *Die erste Furchungsteilung.*

Am Beginn der 1. Furchungsteilung lösen sich die beiden Vorkerne auf und zwar jeder für sich. Es kommt also nicht wie in vielen andern Fällen zu einer Verschmelzung der ruhenden Kerne. Figur 89 zeigt dies. Man sieht die beiden Kerne in Zerfall und in Chromosomenbildung begriffen. Durch den sich auflösenden Nucleolus und die darum besonders reichlich angesammelten Chromatinelemente ist die getrennte Auflösung der beiden Vorkerne erkenntlich. Letztere vollzieht sich in der von den andern Teilungen der Dicyemiden schon bekannten Weise. Zwischen den sich auflösenden Kernen liegt schon eine Anzahl fertiger Chromosomen, die sich zur Aequatorialplatte anzuordnen beginnen. Auch die achromatische Teilungsfigur ist schon in der Ausbildung begriffen. Die Wabenreihen sind parallel gerichtet; an dem einen Pol sieht man die Andeutung einer sog. Polstrahlung, die die parallelen Spindelfasern teilweise durchkreuzt.

Das nächste Stadium, dass ich beobachten konnte, zeigt schon die Metaphasen der Kernteilung (Fig. 90) (1). Man sieht die beiden Tochterplatten, die durch Spindelfasern miteinander verbunden sind. Die Chromosomen liegen auch hier wie bei den übrigen Teilungen in einer Plastinunterlage. Diese Verhältnisse sind also genau dieselben wie die bei der genau geschilderten Teilung der Agameten (S. 38). Wie dort beginnt auch hier schon auf dem Stadium der Tochterplatten die Einschnürung zur Zellteilung. Ein Unterschied jenen gegenüber findet sich nur in dem Auftreten einer deut-

(1) Einmal habe ich auch eine voll ausgebildete Teilungsfigur mit Aequatorialplatte gesehen. Dieselbe unterschied sich, wie schon erwähnt, durch deutliche Polstrahlungen, sowie durch an den Polen konvergierende Spindelfasern von allen übrigen Teilungsfiguren. Leider wurde das betreffende Ei beim Zerstossen des ganzen Tieres mitzertrümmert und konnte daher nicht gezeichnet werden.

Digitized by Google

lichen *Polstrahlung,* die vielleicht auf die Wirkung eines nicht immer nachweisbaren Centrosomas zurückzuführen ist. Zum Schluss meiner Untersuchungen habe ich in zwei Fällen an einem Spindelpol ein kleines stark färbbares Centralkorn (Centriol) beobachten können — es handelte sich in beiden Fällen um ein Stadium der Metaphasen. — Auch habe ich öfters (siehe Fig. 82, 85, 86) neben dem eingedrungenen Spermakern innerhalb eines kleinen, hellen Hofes 2 kleine Körnchen gesehen. Einmal waren sie auch durch einen Faden verbunden. Dass diese Gebilde eventuell als durch die Spermatozoen eingeführte und sich teilende Centriolen zu deuten wären, wurde oben schon ausgesprochen. Ein weiteres Stadium ist in Figur 91 abgebildet. Hier hat schon die Umwandlung der Tochterplatten in den ruhenden Kern begonnen und die Polstrahlung fehlt. Merkwürdig ist bei dieser Figur die Anordnung des untern Kernes. Die chromatische Substanz bildet einen Kranz um einen hellen Hof, in dem ein kleineres wie Chromatin gefärbtes Korn liegt. Vielleicht ist auch dieses als Centralkorn zu deuten.

Auf den beiden letzten Figuren hatte sich mit der Kernteilung zugleich das Ei in die Länge gestreckt und zeigte in der Mitte eine deutliche Einschnürung, der Beginn der folgenden Zellteilung. Auf Figur 92 ist dieselbe noch weiter vorgeschritten. Das Ei zeigt im Aequator eine tiefe Einschnürung. Die sich rekonstruirenden Tochterkerne sind hier ganz an die Peripherie gerückt, was ja auch bei den entsprechenden Stadien der Agametenteilung vorkommt (Fig. 30). In Figur 93 ist die Teilung vollendet, die beiden Tochterzellen sind durch eine Zellmembran getrennt, die sich rekonstruierenden Tochterkerne haben aber ihren Ruhezustand noch nicht völlig erreicht.

Die Abweichungen der ersten Furchungsteilung des befruchteten Eies gegenüber den Teilungen der Agameten bestehen nur in dem *Auftreten einer Strahlung* und dem *ev. Vorhandensein von Teilungscentren in der Form kleiner Centriolen.*

Ed. van Beneden hatte schon den karyokinetischen Teilungsvorgang der Eier als solchen erkannt und mit einer Reihe von genaueren Details beobachtet und beschrieben. Wenn ich manche seiner Angaben mit meinen Befunden nicht in Einklang zu bringen vermag (so z. B. die von ihm ange-

Digitized by Google

gebenen Zellplatten), so mögen daran zum grossen Teil die ungenügende Technik und die noch unklaren Vorstellungen über die Karyokinese in damaliger Zeit schuld sein. Nur auf einen Punkt möchte ich kurz eingehen. Er hat nämlich schon Polkörperchen (corpuscule polaire) an den beiden Spindelpolen beschrieben und das wäre die älteste Beobachtung dieser wichtigen dynamischen Organe der Zelle. Leider ist es auch hier nicht möglich mit Sicherheit anzugeben, ob diese Körperchen mit den von mir beobachteten Centriolen übereinstimmen.

Die mitgeteilten Stadien der ersten Furchungsteilung zeigen, wie ein Blick auf die Figuren 90 bis 93 lehrt, dass Kernteilung und Zellteilung Hand in Hand gehen und dass nach vollendeter Zellteilung die Kernrekonstruktion noch nicht ganz vollendet ist. Damit ist der volle Beweis geliefert, dass das Ei mit den beiden Kernen (Fig. 88) nicht in der Weise der früheren Autoren gedeutet werden kann, und dass dieses Bild in der Tat nur bei der Befruchtung anzutreffen ist.

4. — Schicksal der letzten Eigeneration. (Umwandlung der Rhombogene in Secundær-Nematogene.)

Whitman nahm bekanntlich an, dass die sog. rhombogenen Individuen alle zum Schlusse secundär-nematogen würden, indem die letzte Generation von Keimzellen der Infusorigene (Eier) zu wurmförmigen Embryonen (agametischen Individuen) und nicht zu infusorienförmigen (Männchen) sich entwickeln. Einen seiner Gründe hierfür bildet seine Annahme, dass Secundärkerne nur in rhombogenen Individuen gebildet würden. Wenn sonach nematogene Individuen secundäre Kerne enthielten, müssten die Individuen aus rhombogenen hervorgegangen sein. Diese Folgerung trifft nicht zu, da wir ja gesehen haben, dass auch in primär-nematogenen Individuen Secundärkerne entstehen. Auch die Angaben *Whitman*'s über das gleichzeitige Vorkommen von wurm- und infusorienförmigen Embryonen in derselben Axialzelle können sonach ebenso gut in der umgekehrten Weise gedeutet werden. Der Umwandlungsmodus ist ja durch *Wheeler* (1899) und mich (S. 59 und folg. dieser Arbeit) erwiesen.

Für die Auffassung *Whitman*'s lassen sich nur diejenigen seiner Beobach-

Digitized by Google

tungen verwerten, welche zeigen, dass die letzte Generation des Weibchens zu einer Anzahl kleinerer Keimzellen wird, die dann zu agametischen Individuen (wurmförmigen Embryonen) sich entwickeln. Dass diese Keimzellen agametische Embryonen aus sich hervorgehen lassen, kann als sicher angenommen werden. Die Abbildungen *Whitman*'s scheinen andrerseits den vollen Beweis dafür zu liefern, dass diese Keimzellen vom Weibchen abstammen. Besonders seine Figur 112, die ich hier als Figur 94 kopiert habe, lässt deutlich erkennen, dass die von einer Anzahl kleiner Keimzellen umgebene grosse Zelle unstreitig die vom Weibchen allein noch zurückgebliebene Axialzelle ist. Die Lage der ersteren stimmt ganz mit den bekannten Verhältnissen bei jüngeren Weibchen (vergl. besonders die Figuren 65 und 66) überein und können somit als letzte Eigeneration gedeutet werden. Leider hatte ich nicht das Glück, wie *Whitman*, unter meinem Material so eindeutige Fälle beobachten zu können. Immer, wenn die Tiere nach ihren sonstigen Verhältnissen (Herkunft aus sehr grossen Wirtstieren und Vorkommen agametischer und gametischer Entwicklungsstadien in der gleichen Axialzelle) als secundär-nematogen verdächtig waren, vermochte ich nicht mit Sicherheit festzustellen, ob die zu agametischen Individuen sich entwickelnden Keime vom Weibchen abstammten. Der ev. Rest des Weibchens war als solcher nicht mehr zu erkennen, da er wahrscheinlich durch Chromidienbildung und Auflösung der Kernmembran ganz das Aussehen eines Secundärkernes erhalten hatte.

Dagegen habe ich eine andere Beobachtung gemacht, die, wie mir scheint, gleichfalls nur in diesem Sinne gedeutet werden kann. Ich habe nämlich zweimal in Individuen, die aus den angeführten Gründen secundär-nematogenen Charakter vermuten liessen, gesehen, dass eine der Keimzellen, die sich zu Agamozoen entwickeln, zwei Kerne im Innern zeigte. Ein derartiges Bild gehört aber, wie schon gezeigt worden ist, sicher der Befruchtung an; es ist ein befruchtetes Ei mit den beiden ruhenden Vorkernen. Darnach ist wohl auch der weitere Schluss gestattet, dass diese Keimzellen, da sie befruchtet werden können und folglich Eier sind, von dem aufgebrauchten Weibchen abstammen.

Diese Befunde erlauben daher, im Verein mit den Beobachtungen *Whitman*'s, folgende Darstellung: Die letzte Generation der in der Axialzelle

Digitized by Google

gebildeten Eier liefern eine grössere Anzahl kleinerer Eier, die sich in der Axialzelle des Grosselters zerstreuen. Sie werden etwa halb so gross wie die früheren und stimmen somit in ihrer Grösse mit den Agameten überein, die sich zu agametischen Individuen, wurmförmigen Embryonen, entwickeln. Nach der Befruchtung, von der auch hier ein Stadium beobachtet ist, entstehen aus ihnen agametische Individuen der gleichen Art wie die aus Agameten hervorgegangenen. Die aus secundär-nematogenen stammenden Agamozoen sind dann als die erste, aus befruchteten Eiern entstandene agametische Generation zu betrachten, die sich sonst in keiner Weise von den späteren agametischen Generationen unterscheidet.

Auch durch theoretische Ueberlegungen wird man dazu geführt, die Entwicklung eines Teiles der Eier in agametische Individuen anzunehmen. Wenn nämlich aus den befruchteten Eiern immer nur Männchen entstünden, hätte ja die ganze Amphimyxis überhaupt keinen Sinn und es ist nicht anzunehmen, dass in der Natur derartiges vorkommt. Wenn aber aus Eiern noch andere Formen hervorgehen, können es nur agametische sein, wie es bei vielen Protisten und wahrscheinlich auch bei den Orthonectiden der Fall ist. Diese theoretische Forderung kann als weitere Stütze für die obige Darstellung dienen, für die ja leider nur wenige Beobachtungen vorliegen, die allerdings, wie mir scheint, nur im Sinne jener Darstellung gedeutet werden können.

Die *Whitman*'sche Auffassung, dass alle rhombogenen Individuen zum Schluss secundär-nematogen würden, erscheint somit gleichfalls berechtigt. Sie steht ja auch mit der Tatsache, dass die primär-nematogenen Individuen sich in rhombogene verwandeln, durchaus nicht im Widerspruch. Dasselbe agametische Tier, das erst primär-nematogen war, kann secundär-rhombogen werden und zum Schluss wieder secundär in den nematogenen Zustand zurückkehren. Das heisst aber : ein agametisches Individuum kann erst eine Kindgeneration von agametischer Brut (primär-nematogen), dann eine Kindgeneration von Weibchen und eine Enkelgeneration von Männchen (secundär-rhombogen) und endlich noch eine Enkelgeneration von agametischen Individuen (secundär-nematogen) nach einander in seiner Axialzelle beherbergen.

Digitized by Google

DIE NEUINFEKTION DER TINTENFISCHE

Die Eier der Tintenfische fand ich niemals inficiert; auch in jüngsten, freilebenden Tintenfischen bis zu 1 und 1 $^1/_2$ cm Grösse konnten keine Dicyemiden nachgewiesen werden. Erst Tiere, die diese Grösse erreicht haben, beherbergen Parasiten und bei einer Grösse von 2 cm an kann man bei Sepia und Eledone in jedem Individuum auf Dicyemiden rechnen. Nur einmal habe ich unter den vielen Sepien, die ich daraufhin untersucht hatte, keine Dicyemiden angetroffen, während bei Eledone und Octopus von dieser Grösse an überhaupt kein negativer Befund zu verzeichnen ist.

Diese kleinsten, inficierten Tintenfische beherbergen nur junge agametische Dicyemiden. Mit diesen Formen haben wir den Zeugungskreis begonnen und auch am Schlusse der Dicyemideninfektion fanden wir wiederum dieselben. Ausser den sog. infusorienförmigen Embryonen sind die agametischen Individuen die einzigen freiwerdenden Formen. Die Natur der ersteren als Männchen scheint mir nun durch die oben mitgeteilten Beobachtungen von Spermatozoen erwiesen und somit die kürzlich von *Caullery* und *Mesnil* (1905[a]) ausgesprochene Idee, dass diese Formen ähnlich wie die von ihnen entdeckten bewimperten Larven der Orthonectiden der Neuinfektion dienen, unzulässig. Der Schluss, dass die jungen agametischen Individuen (wurmförmige Embryonen) die Neuinfektion bewirken, liegt daher am nächsten. Auch *Wheeler* (1899) vertritt diese Ansicht. Dagegen spräche allerdings der Umstand, dass, wie schon die älteren Untersucher beobachtet haben, diese Formen rasch absterben, sobald man sie in's Meerwasser bringt. Vielleicht ist dies aber nur bei der künstlichen Ueberführung in's Meerwasser der Fall, wo die Tiere ev. den nötigen physiologischen Zustand nicht besitzen, ähnlich wie es nach *Caullery* und *Mesnil* (1901) bei den Geschlechtsformen der Orthonectiden der Fall ist. Eine andere Möglichkeit wäre die, dass nicht alle agametischen Generationen zum Leben in Meerwasser befähigt wären, sondern nur eine bestimmte, nämlich die für deren Herkunft

Digitized by Google

aus befruchteten Eiern (secundär-nematogen) oben verschiedene Gründe beigebracht wurden.

Der Bau und die Lebensgewohnheiten der Tintenfische sind derart, dass ein solcher Infektionsweg leicht verständlich erscheint. Da die Nierensäcke direkt nach aussen münden, kann das Aus- wie Einwandern der Parasiten in leichtester Weise von Statten gehen. Ausserdem leben die meisten Tintenfische nach pelagischer Lebensweise im jugendlichen Zustand mehr oder minder gesellig in der Litoralzone am Boden. Auf diese Lebensweise der Cephalopoden und deren Bedeutung für den angedeuteten Infektionsweg hat schon *Wheeler* hingewiesen. Uebereinstimmen würde damit, dass auch nur die jüngsten freilebenden Exemplare von Eledone, Sepia und Octopus nicht inficiert sind. Ebenfalls im Einklang steht damit auf der andern Seite die Tatsache, dass bei den Arten, die auch im späteren Leben eine mehr oder minder pelagische Lebensweise führen, wie z. B. Sepiola und Loligo, selten oder nie Dicyemiden gefunden werden.

Volle Sicherheit über die Art der Infektion kann nur durch das Experiment gewonnen werden. Man müsste zu dem Zwecke Eier von Tintenfischen mit einem jüngeren resp. älteren Tintenfisch derselben Art in einem Aquarium halten. Letztere könnten vorher mittels Pravazspritze auf ihren Parasitengehalt untersucht werden, wobei zu konstatieren wäre, ob derselbe aus nematogenen oder aus nur rhombogenen resp. rhombogenen und secundärnematogenen Individuen bestände. Bei Eledone moschata lässt sich die Untersuchung des lebenden Tieres am leichtesten ausführen. An den aus Eiern sich entwickelnden jungen Tintenfischchen kann infolge ihrer grossen Durchsichtigkeit schon von aussen unter dem Mikroskop konstatiert werden, ob sie inficiert sind. Durch eine Reihe derartiger Versuche kann wohl entschieden werden, ob die jungen Agamonten, was ja wahrscheinlich ist, die Neuinfektion in der Tat bewirken, und vor allem auch, ob dazu alle Agamonten oder nur die ersten, aus befruchteten Eiern hervorgegangenen befähigt sind.

Leider war es mir bei meinen bisherigen Aufenthalten am Meer aus Mangel an geeignetem Material noch nicht möglich, diese Versuche durchzuführen.

Digitized by Google

DIE VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN DER DICYEMIDEN

A. — Die Beziehungen der Dicyemiden zu den Orthonectiden.

Bevor wir uns zur Vergleichung der Dicyemiden mit den Orthonectiden wenden, wollen wir noch in Kürze die Familie der Heterocyemiden besprechen, da dieselbe für den Vergleich von grösster Wichtigkeit ist. Diese Organismen sind von *Ed. van Beneden* (1882) beschrieben worden und es stimmen bei Conocyema polymorpha, — der einzigen genauer bekannten Art, — Bau, Entwicklung und Fortpflanzung fast völlig mit den Dicyemiden überein. Nur in der Anordnung der Aussenzellen der Agamonten unterscheiden sie sich von den letzteren. Der Kopf besteht bei jungen Individuen aus nur 4 grossen, vorn zugespitzten Zellen, die später warzenartige Fortsätze bekommen. Die agametischen Heterocyemiden bleiben zeit ihres Lebens kurz; in späterem Alter werden sie meist kugelig, verlieren ihren Wimperbesatz; die Zellgrenzen der Aussenzellen verschwinden und sie haben dann grosse Neigung, zu Syncytien zu verschmelzen. Letzteres ist besonders bei älteren agametischen Generationen zu finden, die Geschlechtsbrut erzeugen. In gewissem Grade fanden wir ähnliches ja auch schon bei den Dicyemiden angedeutet. Die Heterodicyemiden sind viel seltener als die Dicyemiden; ich selbst habe sie erst letzten Winter in Neapel gefunden. *Ed. van Beneden* (1882) hat sie mit den Dicyemiden zusammen zu der Klasse der Rhombozoa vereinigt, die später *Délage* und *Hérouard* (1899) Dicyemina benannten. Da die Bezeichnung *Ed. van Beneden*'s älter und dabei vollkommen treffend ist, behalten wir dieselbe bei.

Nach dieser kurzen Vorbemerkung wollen wir nun die Beziehungen der Rhombozoen zu den Orthonectiden erörtern. Dass die beiden Klassen von Organismen ihrem Baue nach nahe miteinander verwandt sind, wird heute wol allgemein angenommen. Alle Untersucher, mit Ausnahme *Metschnikoff*'s (1881) stimmen darin überein. Wir wollen daher bei unserm Vergleich vor allem den ganzen Lebenscyklus in's Auge fassen und auf die Vergleichspunkte hinweisen, die mir durch die oben mitgeteilten Untersuchungen be-

Digitized by Google

sonders zu Tage getreten scheinen. Eine eingehende Vergleichung ist ausser durch die oben mitgeteilte Auffassung des Dicyemidencyklus vor allem möglich, weil durch die Untersuchungen *Caullery*'s und *Mesnil*'s (1901) der Lebenscyklus der Orthonectiden, wie mir scheint, in den Hauptzügen richtig bekannt ist. Während die Geschlechtsformen der Orthonectiden schon durch *Metschnikoff* richtig erkannt wurden, bot die Beurteilung der von diesem als Plasmodiensäcke bezeichneten Formen bis zu der Arbeit der genannten französischen Forscher eine grosse Schwierigkeit im Lebenscyklus der Tiere. *Caullery* und *Mesnil* haben diese Plasmodiensäcke als eine 2. Generation der Orthonectiden erkannt, in der sich auf endogene Weise Keimzellen bilden, die sich ohne vorherigen Geschlechtsakt zu Weibchen, resp. Männchen entwickeln, wobei aus den Keimzellen eines Plasmodiums entweder beide Geschlechter zugleich oder nur je das eine oder andere hervorgehen, je nach den verschiedenen Arten der Orthonectiden. *Caullery* und *Mesnil* haben daraufhin in richtiger Weise die Plasmodiensäcke mit der Axialzelle der Dicyemiden verglichen. Sie stützen ihren Vergleich hauptsächlich auf die Uebereinstimmung in der Entstehung der Keimzellen, die sich hier wie dort auf endogene Weise vollzieht. Diese Uebereinstimmung ist in der Tat auffallend, wie auch ich an Präparaten des Herrn Professor *Caullery* zu sehen Gelegenheit hatte. Durch Vermittlung der Heterocyemiden lässt sich die Homologie beider Formen nun völlig sicher stellen und die Ableitung der eigenartig rückgebildeten agametischen Orthonectidengeneration verstehen. Nach den oben erwähnten Untersuchungen von *Ed. van Beneden* (1881) wissen wir, dass sowohl bei den nematogenen Heterocyemiden, wie bei den rhombogenen (ältere Agamontengeneration mit Geschlechtsbrut) das Wimperkleid und schliesslich auch die Zellgrenzen der Aussenzellen vollständig verloren gehen können. Besonders ist das bei den letzteren der Fall, die dann auch stets eine mehr oder minder kugelige Form aufweisen. Ihre Aussenzellen bilden eine wimperlose, zarte Zellschicht, deren zellige Natur oft nicht mehr nachweisbar ist und die fast ganz verschwinden kann. Dagegen können sie amoeboide Bewegungen vollführen und besitzen die Neigung miteinander zu Plasmodien zu verschmelzen. Mit andern Worten: *die Agamonten von* Conocyema *werden durch Rückbildung der somatischen*

Digitized by Google

Aussenzellen zu Plasmodien *und entsprechen somit völlig den Plasmodiensäcken der Orthonectiden.* Die Uebereinstimmung betrifft auch die Fortpflanzung, da hier wie dort in den Plasmodien Geschlechtsbrut erzeugt wird, wenigstens in den letzten agametischen Generationen der Dicyemiden. Die Keimzellen dieser Orthonectidengeneration müssen wohl wie bei den Dicyemiden als *Agameten* angesprochen werden. Die Plasmodien der Orthonectiden können daher aufgefasst werden als eine agametische Orthonectidengeneration, deren somatischen Aussenzellen durch Rückbildung verloren gingen, sodass sie, wie schon *Caullery* und *Mesnil* vermuteten, nur der Axialzelle der Rhombozoen homolog sind. Diese Auffassung wird durch den Vergleich mit den Heterocyemiden völlig bestätigt. Die Geschlechtsgeneration der Orthonectiden zeigt morphologisch und biologisch klarere Verhältnisse als die der Rhombozoen. Hier sind umgekehrt bei den letzteren abgeänderte rückgebildete Verhältnisse, indem die Weibchen durch das dauernde Verbleiben im Agamont rückgebildet und als Individuen kaum mehr zu erkennen sind. Eine zweite Complication ist die gewöhnliche Entstehung der Männchen aus befruchteten Eiern. Bei den Orthonectiden dagegen sind beide Geschlechter (resp. die eine hermaphrodite Geschlechtsform) freilebend und von demselben morula-artigen Bau, wie wir ihn bei den agametischen Individuen und Männchen der Dicyemiden kennen gelernt haben.

Bei zwei Formen haben nun auch *Caullery* und *Mesnil* (1905) innerhalb der Weibchen Larven beobachtet, die offenbar aus befruchteten Eiern hervorgegangen sind. Sie sind bewimpert und bei Rhopalura pelseneeri, einer hermaphroditen Form, mit einem lichtbrechenden Organ versehen. Sie verlassen die Eltern, dringen wahrscheinlich in neue Wirte und verwandeln sich hier in noch unbekannter Weise zu Plasmodien. Sie dienen vermutlich der Verbreitung des Parasiten.

Diese Befunde haben nun neuerdings *Caullery* und *Mesnil* (1905) zu einem andern Vergleich mit den Dicyemiden geführt, deren Lebenscyklus sie nun in anderer Weise als ich zu erklären suchen. Da der spezielle Teil meiner Arbeit schon vollendet war, will ich an dieser Stelle auf ihre Deutung des Dicyemidencyklus eingehen. Da die Orthonectidenlarven von

Digitized by Google

Rhopalura pelseneeri durch das lichtbrechende Organ und die kleinen granula-artigen Innenzellen etwas an die Männchen der Dicyemiden erinnern, so halten *Caullery* und *Mesnil* sie letzteren für homolog. Für ihre Ansicht führen sie die Tatsache in's Feld, dass die Natur der infusorienförmigen Embryonen als Männchen bisher keineswegs erwiesen sei. Da sie die Arbeit von *Keppen* (1892) nicht kannten und ich in meiner vorläufigen Mitteilung nichts Näheres über diesen Punkt mitgeteilt hatte, so traf das ja vollkommen zu. Ferner sei es biologisch ganz paradox, dass die Männchen allein aus befruchteten Eiern hervorgingen. Die *infusorienförmigen Embryonen* wären nach ihnen dann die *erste agametische Generation*, die der Verbreitung des Parasiten von einem Wirte auf den andern diene, ganz entsprechend den Larven von Rhopalura ophiocomae und pelseneeri. Sonach würde der Lebenscyklus der Dicyemiden in noch höherem Grade dem der Orthonectiden entsprechen. Eine Schwierigkeit bei dieser Auffassung — nämlich die Herkunft der Spermatozoen — erklären sich die Autoren in der Weise, dass die sog. *Infusorigene* nicht, wie ich dargestellt habe (*Hartmann*, 1904), rückgebildete *Weibchen*, sondern eine *hermaphrodite Geschlechtsgeneration* seien, was ja bei vielen Orthonectiden auch vorkäme und was gewisse Bilder bei den Weibchen vermuten liessen.

So naheliegend und berechtigt diese Auffassung des Dicyemidencyklus vom Standpunkte der französischen Forscher aus auch war, so erscheint nach meinen oben mitgeteilten Untersuchungen die Richtigkeit dieser Auslegung unmöglich. Denn erstens habe ich in den infusorienförmigen Embryonen deutlich Spermatozoen beobachtet, die vor mir schon *Keppen* (1892) gesehen hat. Sie stimmen mit denen der Orthonectiden ganz überein. Auch der Umstand, dass *Keppen* und ich Fälle beobachtet haben, wo Männchen direkt aus Agameten und nicht aus befruchteten Eiern entstanden, spricht gegen die Auslegung derselben als der Infektion dienende Larven, da gerade die Befruchtung an dieser Stelle ausschlaggebend für die Fassung der Forscher ist. Zweitens kann das Infusorigen nicht hermaphrodit, sondern muss rein weiblich sein, wie ich oben Seiten 72 und 73 schon näher ausgeführt habe. Eine weitere Schwierigkeit für der Autoren Annahme besteht noch darin, dass es schwer vorstellbar ist, wie aus dem hochentwickelten, infusorienförmigen

Digitized by Google

Embryo, der höchstorganisierten Dicyemidenform, ein so einfacher Organismus werden sollte wie die jungen Agamonten mit nur wenigen Keimzellen. Derartige Formen finden sich aber ausschliesslich in ganz frisch inficierten Tieren. Andrerseits kann der einzige Punkt, der für der Autoren Auslegung des Dicyemidencyklus sprechen würde — die eigenartigen, biologischen Verhältnisse bei der Befruchtung — in der von mir oben dargetanen Weise seine Erklärung finden.

Bei Erwägung des gesamten Tatsachenmaterials scheint mir meine schon früher (1904) dargelegte Auffassung des Dicyemidencyklus auch heute noch richtig zu sein. Danach wäre auch der Cyklus trotz einzelner kleiner Lücken vollständiger bekannt als der der Orthonectiden. Hiebei finden sich nämlich noch 2 grössere Lücken : einmal, wie aus den bewimperten Larven derselben die Plasmodiensäcke werden und zweitens, wie die Autoinfektion sich vollzieht. Die bisherigen Forscher beschrieben nur Entstehung von Geschlechtsindividuen in den Plasmodien. Es wäre der Punkt in's Auge zu fassen, ob nicht auch hier bei den Orthonectiden in ähnlicher Weise wie bei Dicyemiden zuerst eine Reihe von agametischen Generationen gebildet würden, die wiederum zu Plasmodien würden und so der Autoinfektion dienten. Vielleicht könnte es sich bei der von *Caullery* und *Mesnil* (1904) beschriebenen Pelmatosphaera policirri um eine derartige der Autoinfektion dienende Agamontengeneration handeln.

Auf jeden Fall haben wir bei den Orthonectiden wie bei den Dicyemiden einen *primären Generationswechsel* (im Sinne *Hartmann*'s, 1904), wobei agametische Generationen mit einer Geschlechtsgeneration abwechseln. Die erste agametische Generation (aus befruchteten Eiern hervorgegangen) dient der Neuinfektion. Bei den Orthonectiden zeigt die Geschlechtsgeneration ursprünglichere morphologische und biologische Verhältnisse, die bei den Rhombozoen die obengeschilderte Abänderung erfahren haben. Umgekehrt ist die agametische Generation bei den Dicyemiden ursprünglicher, die der Orthonectiden ist zu einem Plasmodiensack rückgebildet, dessen Entstehung wir durch den Vergleich mit den Heterocyemiden verstehen können.

Bezüglich des Baues und der Entwicklung wollen wir nun noch einige Punkte näher betrachten. Im Gegensatz zu *Julin* (1882) und in Uebereinstimmung

Digitized by Google

stimmung mit *Metschnikoff* (1887) kommen *Caullery* und *Mesnil* (1901) zu dem Resultat, dass die Entwicklung der Orthonectiden nicht, wie ersterer annahm, als *epibolische Gastrulation* aufgefasst werden kann. Dieselbe durchlaufe nur ein solides *Morulastadium*, dass sich durch secundäre Delamination zu einem wimpertragenden *Ektoderm* und der *inneren Genitalmasse* sondere. Zu einem ähnlichen Resultat waren wir aber auch bei den Dicyemiden gelangt. Beide Tiergruppen bleiben dauernd auf dieser Organisationsstufe stehen. Das Vorkommen einer Art Muskelschicht zwischen Aussenzellen und Hoden bei dem Männchen von Rhopalura ophiocomae reicht nicht aus, um daraufhin einen mehrschichtigen Bau (Mesoderm) der Orthonectiden anzunehmen. Denn einmal ist dieses Vorkommen auf eine einzige Form beschränkt und dann scheint es sich nach den vorliegenden Beobachtungen (siehe *Caullery* und *Mesnil*, 1901) höchstens um eine nachträgliche Differenzierung der Aussen- vielleicht auch der Geschlechtszellen zu handeln, wobei es sogar noch nicht einmal sicher erwiesen ist, ob es sich hierbei tatsächlich um Zellen muskulärer Natur handelt. Ihr fibrillenartiges Aussehen deutet allerdings darauf hin. Ihrer Lage nach entsprechen sie übrigens in gewissem Sinne den beiden Zellen der sog. *Urnenkapsel* (Nährzellen des Hodens?) bei den Männchen der Dicyemiden. Vielleicht handelt es sich um homologe Organe von unbekannter Funktion.

Für die Dicyemiden habe ich oben ausführlich darzulegen versucht, dass der Name *Ektoderm* der Aussenschicht mit Unrecht gebührt. Denn wir haben nur eine Differenzierung in *einschichtiges Soma* und *Keimzellen*, die ursprünglichste Differenzierung, die sich bei vielzelligen Tieren finden kann. *Caullery* und *Mesnil* (1901) haben nun die Rhombozoen- und Orthonectidenorganisation morphologisch mit der Planulalarve verglichen und die beiden Klassen im Anschluss an *Hatschek* (1888) als Planuloidea zusammengefasst. Nun handelt es sich aber bei einer Planulalarve, auch wenn sie morphologisch gewissen Orthonectiden noch so ähnlich sieht, stets um ein echtes *Entoderm* und *Ektoderm*. Mit andern Worten : die Planulalarve ist eine Modification der *Gastrula*. Die Organisation der Dicyemiden und Orthonectiden kann aber höchstens einer *Morula* verglichen werden, wie ich auf Seiten 55 und 56 für erstere eingehend erörtert habe. Daher scheint

Digitized by Google

mir, im Gegensatz zu jenen Autoren, der Gruppe, die Dicyemiden und Orthonectiden zusammenfasst, besser der Namen Moruloidea zuzukommen. Auch der Name Mesogonia, den *Délage* und *Hérouard* in gleichem Sinne gebrauchen, wäre sehr treffend.

B. — Stellung der Moruloideen im Tierreich.

Ueber die systematische Stellung der Dicyemiden und Orthonectiden im Tierreich sind hauptsächlich zwei Ansichten vertreten worden. Die eine, die von *Ed. van Beneden* (1876) stammt, betrachtet dieselben bekanntlich als ein *Zwischenstadium zwischen Protozoen und Metazoen* und *Ed. van Beneden* (1876) hat sie daher Mesozoa genannt. Nach der andern, der die meisten Autoren huldigen, sind es *durch den Parasitismus vereinfachte Metazoen;* es herrscht dabei allerdings grosse Uneinigkeit darüber, von welcher Metazoengruppe sie abzuleiten sind. Um meine eigene Auffassung zu begründen, die, wie ich von vorn herein bemerke, auf diejenige *Ed. van Beneden*'s hinausläuft, wollen wir nacheinander die Beziehungen der Moruloidea zu den Protozoen und zu den Metazoen erörtern und hierauf den Begriff der Mesozoa festlegen.

1. — Beziehungen zu den Protozoen. (Vergleich des Generationswechsels der Moruloideen mit dem der Protozoen.)

Die Beziehungen der Moruloidea zu den Protozoa sind in der bisherigen Literatur noch nie erörtert worden, wohl aus dem Grunde, weil morphologisch beide Gruppen natürlicherweise nicht ohne weiteres vergleichbar sind. Denn bei den Moruloideen handelt es sich ja um echte vielzellige Tiere (Heteroplastiden). Sowie wir aber von einem Vergleich der Individuen absehen und den ganzen Lebenscyklus in's Auge fassen, so ergeben sich auffallende Vergleichspunkte.

Der Lebenscyklus der Dicyemiden verläuft nach Art eines typischen Generationswechsels. Nach einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen treten Geschlechtsgenerationen auf. Die Geschlechtsgeneration erzeugt zum

Digitized by Google

Schluss wieder eine ungeschlechtliche, die im Gegensatz zu den späteren aus befruchteten Eiern entsteht und vermutlich der Neuinfektion dient. Die sog. ungeschlechtlichen Generationen sind nach Art ihrer Fortpflanzung als agametische zu bezeichnen. Ein Generationswechsel, der sich aus agametischen und gametischen Generationen zusammensetzt, ist bisher nur für Protozoen und Pflanzen erwiesen. Wo bei Metazoen ein Generationswechsel vorkommt, handelt es sich entweder um einen Wechsel von vegetativer Propagation (im Hertwig'schen Sinne; *Hertwig*, 1902) und Gamogonie oder einen solchen von Parthenogenese und Gamogonie, wobei die sog. ungeschlechtliche Fortpflanzung entweder eine rückgebildete Gamogonie (*Parthenogenese*) oder eine Vermehrung gametischer Individuen durch Teilung oder vielzellige Fortpflanzungskörper (*vegetative Propag.*) ist. Dass die sog. ungeschlechtliche Fortpflanzung der Moruloidea (Rhombozoen und Orthonectiden) nicht so gedeutet werden kann, ist klar. Sie ist eine echte Keimzellfortpflanzung (Cytogonie; *Hartmann*, 1904), was nicht weiter begründet zu werden braucht. Sie kann aber auch nicht als rückgebildete geschlechtliche Zellfortpflanzung (Parthenogenese) gedeutet werden, was auf Seite 53 eingehend nachgewiesen worden ist. Ein Vergleich mit dem Generationswechsel der Protozoen weist dagegen die volle Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Moruloideen nach.

In den letzten Jahren sind fast überall Befruchtungserscheinungen bei den Protozoen aufgefunden worden. Dieselben sind vielfach mit Fortpflanzungsvorgängen zu einer besonderen geschlechtlichen Fortpflanzung kombiniert, die dann mit den ursprünglichen Teilungsvorgängen abwechselt und so einen Generationswechsel erzeugt. Derselbe kann auch bei Protozoen noch schärfer hervortreten dadurch, dass die agametische und die Geschlechtsgeneration infolge Anpassung an die besondern sie begleitenden biologischen Verhältnisse auch in ihrem Bau Verschiedenheiten aufweisen.

An dem bekannten Beispiel von Eimeria schubergi (*Schaudinn*, 1900) wollen wir einmal den Generationswechsel eines Protozoons näher betrachten. Auch hier vollzieht sich die Neuinfektion durch die erste aus der Befruchtung hervorgegangene agametische Generation, die in eine Cyste eingeschlossen ist. Im Darm des Wirtes werden die Fortpflanzungskörper

Digitized by Google

(Sporozoiten, Agameten) frei, dringen in das Darmepithel und wachsen hier zu agametischen Individuen heran (Schizonten), um am Schlusse in Agameten (Merozoiten) zu zerfallen. Diese dringen wiederum in Epithelzellen ein und wiederholen denselben Vorgang. Die fortgesetzte Agamogonie (Schizogonie) dient der sog. Autoinfektion. Nach einer Anzahl von agametischen Generationen tritt eine Geschlechtsgeneration auf, indem die Agameten (Merozoiten) sich in Makro- und Mikrogametocyten entwickeln. Letztere zerfallen nach Reduktionserscheinungen in eine Anzahl von Mikrogameten. Die ersteren liefern gleichfalls nach Reifeerscheinungen befruchtungsfähige Makrogameten, die von je einem Mikrogameten befruchtet werden. Die Zygote umhüllt sich mit einer Cyste und wird dadurch zu einer Oocyste, die als erste agametische Generation wiederum der Neuinfektion dient.

Vergleichen wir den Zeugungskreis dieser Coccidie mit dem der Dicyemiden, so finden wir die weitgehendste Uebereinstimmung. Hier wie dort ein Wechsel von Geschlechtsgenerationen mit ungeschlechtlichen Generationen, die sich — und das ist der wichtigste Punkt — durch die ursprünglichste Fortpflanzungsweise, durch Einzelzellen (*Agamocytogonie; Hartmann,* 1904) fortpflanzen. Die Unterschiede sind, natürlich abgesehen von der Vielzelligkeit in dem einen Fall, durch biologische Eigentümlichkeiten von nebensächlicher Bedeutung bedingt. (Besonderheiten der Geschlechtsgenerationen der Dicyemiden einerseits, und der ersten agametischen Generation der Coccidien andrerseits.)

Noch grösser ist die Uebereinstimmung mit dem Zeugungskreis von Volvox, da derselbe gleich den Dicyemiden als echter vielzelliger Organismus (Heteroplastide) eine Differenzierung der Zellen in Soma- und Fortpflanzungszellen aufweist.

Da ich wohl die Morphologie und Biologie der Gattung Volvox in ihren Grundzügen als bekannt voraussetzen darf, so kann ich mich kurz fassen. Die gewöhnliche Art der Fortpflanzung von Volvox ist Agamogonie, zeitweilig treten dann gametische Individuen auf, in denen Makro- und Mikrogameten gebildet werden. Aus der Cystozygote entwickelt sich nach der Ueberwinterung das erste junge agametische Individuum, das wie bei den Dicyemiden den späteren aus Agameten entstandenen völlig gleicht. Dass

Digitized by Google

die sog. Parthenogonidien von Volvox Agameten sind, habe ich schon früher (1904) gezeigt. Dafür spricht ferner, dass echte Parthenogenesis von *Klein* (1890, S. 23) beschrieben worden ist.

Die Fortpflanzung und der Generationswechsel von Volvox deckt sich also vollkommen mit den Verhältnissen bei den Dicyemiden. Erst eine Reihe von agametischen Generationen, die sich durch ungeschlechtliche Keimzellen fortpflanzen, dann eine Geschlechtsgeneration, deren befruchtete Eier sich wieder zur ersten agametischen Generation entwickeln. Die letztere dient hier zur Ueberwindung ungünstiger Lebensbedingungen (Wassermangel, Kälte) im andern Fall der Neuinfektion. Die Uebereinstimmung wird, wie schon betont, durch die ähnliche Ausbildung des Soma noch auffallender. Volvox kann aufgefasst werden als eine Blastula mit vorderem und hinterem Pol. Im hinteren Teile derselben haben einige Zellen die ursprüngliche Fähigkeit der Teilung (Fortpflanzung) beibehalten, während alle übrigen durch den Verlust derselben zu somatischen Zellen geworden sind. Bei der Entwicklung der Agameten zu einer jungen Blastula rücken sie aus dem Zellverbande nach innen und liegen dann im Hohlraum der Blastula.

Wie Volvox als *Blastula*, so können die Dicyemiden als *morula-artige Organismen* betrachtet werden. Die Keimzellen sind hier von Anfang an in die Tiefe gerückt und die äussere Zellschicht stellt nur somatische Zellen dar, die hier durch Arbeitsteilung noch eine weitere Differenzierung in Kopf- und Rumpfzellen erfahren haben. Ausserdem ist auch (wenigstens bei den Dicyemiden) bei den Keimzellen noch eine besondere somatische Nährzelle abgetrennt worden.

Wir können also durch den Vergleich mit der Gattung Volvox auch morphologisch eine weitgehende Parallele zu den Protisten konstatieren. Wir wissen ja, dass in der natürlichen Familie die Volvocineen alle Uebergänge vorhanden sind von einzellebenden Protistenindividuen bis zu ausgesprochenen Heteroplastiden (Pleodorina, Volvox). Ich bin natürlich weit davon entfernt, an eine nähere verwandschaftliche Beziehung der Moruloideen zu den Volvocineen zu denken. Aber der Vergleich lässt uns doch verstehen, wie aus einer tierischen Flagellatengruppe in ganz analoger Weise niedere heteroplastide Tiere wie die Dicyemiden und Orthonectiden

Digitized by Google

entstanden sein können. Man könnte dabei an die von *Haeckel* (1877) beschriebene Magosphaera denken, deren Wiederauffindung und Studium in mehrfacher Hinsicht von hohem Interesse wäre. Falls die Deutung von *Haeckel* richtig ist, könnte das Verhältniss dieses Organismus zu den Moruloideen etwa in ähnlicher Weise aufgefasst werden wie das von Gonium und Stephanosphaera zu Volvox.

An Protozoenorganisation erinnert auch der primitive wabige Bau der Zellen, vor allem auch das primitive Bild der parallelfaserigen mitotischen Teilungsfigur, das in dieser Weise bisher nur von Protozoen bekannt ist. Der Zellbau und die Teilungsbilder gleichen besonders den entsprechenden Bildern bei den Actinomyxidien, einer Neosporidiengruppe, über die *Caullery* und *Mesnil* (1905) soeben eine eingehende Arbeit veröffentlicht haben. Wie schon früher betont, stimmt mit den Neosporidien auch die endogene Keimbildung der Moruloideen überein, worauf auch schon *Caullery* und *Mesnil* (1901) hingewiesen haben. Dass die Actinomyxidien, die bei einem Vergleich mit Dicyemiden in erster Linie in Frage kommen, nicht mit den heteroplastiden Moruloideen in eine Gruppe gestellt werden können, wie das ihr Entdecker *Stolc* (1900) getan hat, steht nach den Ausführungen von *Mrazek* (1900), *Léger* (1904) und *Caullery* und *Mesnil* (1905[b]) fest, welche ihre Zugehörigkeit zu den Neosporidien dargetan haben. Ob es sich bei den oben betonten Uebereinstimmungen der Moruloideen mit Neosporidien, speciell den Actinomyxidien, nur um Convergenzerscheinungen oder um wirkliche Verwandschaft handelt, lässt sich vorderhand nicht entscheiden. Das erstere erscheint ja als das wahrscheinlichere. Doch wäre andrerseits auch die Vorstellung möglich, dass diese Organismen in naher phylogenetischer Beziehung zu einander stehen. Man müsste dabei allerdings eher annehmen, dass aus dicyemiden- oder orthonectidenartigen Organismen durch Rückbildung die Actinomixydien und andere Neosporidien hervorgegangen wären. Doch das sind nur Vermutungen, und da man bei dieser phylogenetischen Frage vorderhand nicht darüber hinauskommt, erscheint es wertlos, dieselben weiter auszuspinnen.

Digitized by Google

2. — Beziehungen zu den Metazoen.

Die Autoren, die die Moruloidea als rückgebildete Metazoen betrachten, gründen ihre Ansicht vor allem darauf, dass dieselben parasitische Organismen sind. Die parasitische Lebensweise wirkt ja bekanntlich bei vielzelligen Organismen vielfach rückbildend auf die somatischen Organe. Im übrigen gehen die Ansichten der einzelnen Autoren darin weit auseinander, von welcher Metazoengruppe dieselben herzuleiten, oder welcher sie anzuschliessen sind. Während die meisten für Beziehungen zu den *Trematoden* eintreten, denken andere wieder an solche zu den *Turbellarien* (*Keppen*, 1892), wieder andere an solche zu *Rotatorien* (*Giard*, 1879). Eine zweite Gruppe von Autoren hat sich dagegen für eine nähere Verwandschaft mit den *Coelenteraten* ausgesprochen (*Hatschek*, 1888; *Lang*, 1894). Die Uneinigkeit hat ihren Grund darin, dass sich aus dem Bau und der Entwicklung keine wirklichen positiven Vergleichspunkte gewinnen lassen, weil eben die Moruloidea im Bau tatsächlich unter aller Metazoenorganisation stehen. Denn zu einem Vergleich mit den Trematodenlarven, die *Leukart* (1882) und *Schauinsland* (1883) befürwortet haben, lassen sich ausser einer äusserlichen Aehnlichkeit, keine näheren Vergleichspunkte weder im Bau noch in der Entwicklung auffinden. Abgesehen davon, dass die Trematodenlarven ein echtes *Entoderm* besitzen, erweisen sich dieselben schon durch den Besitz von primitiven Excretionsorganen als weit höher organisiert. In der Entwicklung aber lassen sich die Moruloidea mit andern Metazoenembryonen weit eher vergleichen als gerade mit den Trematoden resp. Plathelminten, ein Punkt, der unserer Auffassung nach auch gar nicht weiter wunderlich ist. Am ehesten discutierbar wäre noch der Vergleich mit *Sporocysten* der Trematoden, den schon *Kölliker* (1849) für die Dicyemiden, *Giard* (1879) für die Plasmodien der Orthonectiden herangezogen hat. Dafür liessen sich auch die neuern Resultate von *Caullery* und *Mesnil* (1901) hinsichtlich der Plasmodien der Orthonectiden sowie meine oben mitgeteilten Befunde bei den agametischen Dicyemiden in's Feld führen; unter einer Voraussetzung allerdings. Und diese ist, dass die Keimzellen der *Spo-*

Digitized by Google

rocysten Agameten wären. Nun kann aber die Ansicht *Grobben*'s (1882), dass dieselben parthenogenetische Eier sind, nach den neuern Untersuchungen von *Reuss* (1903) mehr als wahrscheinlich gelten, da von diesem Autor Reifungserscheinungen beschrieben worden sind. Damit fällt aber jeglicher Vergleich zwischen dem Lebenscyklus der Moruloidea mit dem der *Trematoden*, wenn man auch sonst noch so weitgehende Koncessionen bezüglich der Rückbildung der Geschlechtsformen machen wollte, die man mit *Korschelt* und *Heider* (1890) als geschlechtsreif gewordene Trematodenlarven betrachten müsste. Denn bei ersteren handelt es sich um eine *agametische* Fortpflanzung, die ursprünglichste Art derselben, und folglich um einen *primären Generationswechsel.* Bei den Trematoden dagegen ist die sog. ungeschlechtliche Fortpflanzung eine durch den Parasitismus erworbene, *secundäre Einrichtung,* eine Parthenogenese, also eine rückgebildete geschlechtliche Fortpflanzung, ihr Generationswechsel gleichfalls ein *secundärer,* nämlich Heterogonie. *Schon allein die Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (agametisch) trennt also die* Moruloidea *von allen Metazoen,* da bei letzteren keine agametische Fortpflanzung vorkommt. Der einzige früher so deutbare Fall, die von *Metschnikoff* (1886) beschriebene sog. Sporogonie der Cunina hat sich kürzlich als geschlechtliche Fortpflanzung herausgestellt (*Stchelkanowzew,* 1906).

Dieser Punkt spricht von vornherein gegen die Ableitung von (resp. Beziehungen zu) einer zweiten Metazoengruppe, den Cœlenteraten, die von *Hatschek* (1888) und *Lang* (1894) vertreten wird. Wol gleichen besonders die Orthonectidenweibchen auffallend gewissen Planulalarven und auch in der Entwicklung stimmen sie nach *Caullery* und *Mesnil* (1901) sehr überein, weshalb auch diese Forscher für unsere Organismen den Namen Planuloidea angenommen haben. Hier tritt in der Tat die *einzige morphologische Aehnlichkeit mit einer Metazoengruppe* zu Tage. Und doch kann von einer *Homologie nicht die Rede* sein, denn die Planulalarve ist eine Modification der Gastrula, ihre innere Zelllage entspricht einem Entoderm, was bei den Moruloidea nicht der Fall ist. Also, selbst abgesehen von der ursprünglichen Art der Fortpflanzung, müssen die Moruloidea für primitiver angesehen werden als die Planulalarven der Cnidarier.

Digitized by Google

Da also unsere Organismen in Bau und Fortpflanzung sicher unter aller Metazoenorganisation stehen, auf der andern Seite sich aber von den Protozoen, mit denen sie in vieler Beziehung übereinstimmen, als echte vielzellige Tiere unterscheiden und nicht ohne weiteres einer bestimmten Protozoenklasse, z. B. den *Neosporidien*, zuerteilt werden können, so halte ich es mit *Ed. van Beneden* (1876, 1882) für das beste, ihnen als Mesozoa eine Zwischenstellung zwischen Protozoen und Metazoen einzuräumen, wobei ich noch betonen möchte, dass die Beziehungen zu den Protozoen besonders deutliche sind.

3. — Begriff und Umfang der Mesozoen.

Durch die Errichtung eines besonderen Mesozoenstammes für die Dicyemiden und Orthonectiden braucht deshalb noch nicht gesagt zu sein, dass dieselben die phylogenetischen Zwischenglieder von den Protozoen zu den uns heute bekannten Metazoen vorstellen. Möglich wäre zwar auch dies; die Moruloidea können sehr wol von einer Protozoengruppe direkt abstammen (siehe S. 109 u. 110) und leicht vorstellbar wäre es auch, dass gew. Metazoengruppen (Cœlenteraten, Plathelminthen) aus solchen moruloideenartigen Organismen hervorgegangen sind. Andrerseits kann aber auch nicht ohne weiteres die Möglichkeit in Abrede gestellt werden, dass die Dicyemiden und Orthonectiden Stufen eines Rückbildungsvorganges von höher organisierten Tieren bilden können, den man dann allerdings mit noch grösserer Wahrscheinlichkeit auf gewisse parasitische Protozoen (*Actinomyxidien* und andere *Neosporidien*) ausdehnen müsste, da die Dicyemiden und Orthonectiden zu letzteren unstreitig mehr Beziehungen zeigen als zu irgend welchen höheren Tieren.

Mir persönlich allerdings scheint bei genauerer Erwägung dem vorliegenden Tatsachenmaterial weniger Zwang angetan, wenn man die Dicyemiden und Orthonectiden als *primitive Organismengruppe betrachtet und nicht als durch den Parasitismus degenerierte Metazoen*. Es ist doch einfacher anzunehmen, die parasitische Lebensweise habe hier Primitives erhalten — ihr unzweifelhafter Einfluss braucht dabei trotzdem nicht in

Digitized by Google

Abrede gestellt zu werden — als dass sie eine Rückbildung herbeigeführt hätte, der nicht nur alle somatischen Organe und Zelldifferenzierungen zum Opfer gefallen wären, sondern die zugleich die ursprüngliche agametische Fortpflanzungsweise der Protozoen herbeigeführt hätte.

Vielleicht werfen künftige Forschungen ein Licht auf die Phylogenie der niedersten Heteroplastiden; vielleicht aber bleibt sie, wie so manche andere stammesgeschichtliche Frage, in ewiges Dunkel gehüllt. Auf jeden Fall kann uns die Gruppe der Moruloidea den Uebergang vom einzelligen zum vielzelligen Tier zum Verständnis bringen, vor allem aber sind die Lebensgeschichte und Organisation derselben derart, dass sie die Aufstellung eines eigenen Mesozoenstammes zur Genüge rechtfertigen.

Es fragt sich nun noch : wie sind die Mesozoa als solche zu definieren — und — giebt es ausser den Moruloidea noch andere Organismen, die in dieses Reich einzureihen sind ?

Ed. van Beneden (1876) hat als Hauptmerkmal, das seine Mesozoen von den Metazoen unterscheide, das Fehlen eines mittleren Keimblattes angegeben. Nach ihm sind die Dicyemiden Organismen vom Bau einer *Gastrula* und bestehen aus *Ektoderm* und *Entoderm*. Er stellte zwar fest, dass die Dicyemiden eine einfachere Organisation aufweisen als alle bekannten Metazoen, doch genügt seine Definition nicht, um eine Abtrennung von Metazoen als gerechtfertigt erscheinen zu lassen. Wenn es sich um Gastrula-ähnliche Organismen handelte, so wäre wohl das beste, sie mit *Häckel* (1877) als Gastraeaden an die Spitze der Metazoen zu stellen. Andrerseits haben aber *Metschnikoff* (1881), *Caullery* und *Mesnil* (1901) und andere geltend gemacht, dass es sich nicht um eine *Gastrula* handeln könne, da ja die innere Zellschicht nicht einem *Entoderm* entspräche, da sie *nicht der Verdauung, sondern der Fortpflanzung* diene. Das sog. Entoderm sei daher viel eher dem *Mesoderm* der Metazoen zu homologisieren.

Beide Einwände gegen die Aufstellung einer Mesozoengruppe fallen hinweg, wenn man die Dicyemiden und Orthonectiden als *morula-artige Organismen* betrachtet, deren äussere Zellen die ursprüngliche Fähigkeit der Fortpflanzung verloren haben und zu einer Schicht (Blatt) somatischer

Digitized by Google

Zellen differenziert sind, während die axialen Zellen als Keimzellen noch nicht differenzierte Blastomeren sind. Diese Auffassung ist ja in der obigen Arbeit eingehend begründet worden, sodass ich hier nicht nochmals darauf einzugehen brauche. Sie bestehen demnach aus einer einzigen somatischen Zellschicht (Blatt), das Somatoderm genannt werden könnte, und den Keimzellen (undifferenzierte Blastomeren). Da aber andrerseits allen Metazoen mindestens zwei morphologisch und physiologisch differente somatische Zellschichten (2 Keimblätter) zukommen, so können wir die Mesozoa infolge dieser Auffassung scharf definieren als :

Organismen zweiter Ordnung, die nur eine somatische Zellschicht und einen primären Generationswechsel haben.

Als echte Heteroplastiden unterscheiden sie sich von den Protozoen und durch den Besitz einer einzigen somatischen Zellschicht und einen primären Generationswechsel von den Metazoen.

Diese Auffassung und Definition lässt die Aufstellung einer Mesozoengruppe für unsere Organismen als gerechtfertigt erscheinen und sie genügt auch den Anforderungen, die man in phylogenetischer Hinsicht an eine derartige Gruppe stellen muss. Denn die Dicyemiden und Orthonectiden entsprechen danach völlig dem Bilde, das *Kleinenberg* (1886) und *Lang* (1903) von den Stammformen der niedersten Metazoen entworfen haben. « Das sind Protozoenkolonien, in denen schon eine Sonderung der Zellindividuen in somatische- und Fortpflanzungszellen eingetreten, aber noch keine Anordnung der ersteren in Ektoderm und Entoderm vollzogen war. » (*Lang*, 1903, S. 165.) Ob unser Organismus in vor- oder rückschreitender Phylogenie diese Organisationsstufe erreicht hat, kann für die systematische Aufstellung einer Mesozoengruppe, wie oben auseinandergesetzt, gleichgültig bleiben.

Wir haben nun noch zu prüfen, ob ausser den Dicyemiden und Orthonectiden noch andere Organismen mit Recht als Mesozoa angesprochen werden können. Wenn man die einzelnen Gruppen näher betrachtet, die später (besonders bei *Delage* und *Hérouard*, 1899) noch mit den Moruloidea zu den Mesozoen gezählt wurden, so kommt man zur Ueberzeugung,

Digitized by Google

dass man die Gruppe der Mesozoa, wie *Neresheimer* (1904) sich ausgedrückt hat, als eine Art systematischer Rumpelkammer benutzt zur Aufbewahrung derjenigen Tiere, die man weder den Protozoen noch einem der 6 Metazoentypen einreihen konnte. So finden sich bei *Delage* und *Hérouard* (1899) ausser Dicyemiden und Orthonectiden noch folgende Organismen bei den Mesozoen untergebracht: 1. Salinella; 2. Trichoplax und Treptoplax; 3. Pemmatodiscus; 4. *Physemarien;* 5. die sog. *Urnen* der *Sipunculiden* und 6. Siedleckia. Schon *Caullery* und *Mesnil* (1901), sowie *Neresheimer* (1904) haben diese Formen einer eingehenden Kritik unterzogen bezüglich ihrer Zuweisung zu den Mesozoen. Während nun die erstgenannten Autoren die Gruppe der Mesozoen ganz aufhoben, hat *Neresheimer* auf Grund einer negativen Definition der Gruppe als vielzellige Organismen ohne Gastrulastadium nur eine Revision derselben vorgenommen. Nach ihr verbleiben unter den Mesozoen ausser den Moruloidea (Mesogonia) noch die Gruppe der Mesemchymia (*Delage* und *Hérouard*, 1899) bestehend aus Trichoplax und Treptoplax, und die Gruppe der Blastuloidea (*Neresheimer*, 1904) bestehend aus Lohmanella und Amoebophrya.

Den Standpunkt der französischen Forscher kann ich insofern nicht teilen, als ich für die Moruloidea, wie oben begründet, die Aufrechterhaltung eines Mesozoenreiches für berechtigt erachte, während ich ihnen wie *Neresheimer* zustimme, dass weder Salinella, noch Pemmatodiscus, Siedleckia, die *Physemarien* und die *Urnen* der *Sipunculiden* als Mesozoen gelten können. Bezüglich dieser Organismen kann ich daher auf die Ausführungen der erwähnten Autoren verweisen.

Da wir nun im Hinblick auf Dicyemiden und Orthonectiden zu einer *positiven* Definierung der Mesozoa gelangt sind, erübrigt es uns nur, zu prüfen, ob auch die beiden übrigen Gruppen, die *Neresheimer* als Mesozoen betrachtet, ihr entsprechen.

Für Trichoplax und Treptoplax muss ich das in Uebereinstimmung mit *Caullery* und *Mesnil* (1901) unbedingt verneinen. Diese Formen sind aus drei verschiedenen Zellschichten gebaut, und können meiner Meinung nach nicht als Mesozoa betrachtet werden. Wie sie beurteilt und in

Digitized by Google

System eingereiht werden müssen, kann wol erst dann entschieden werden, wenn über ihre Keimzellfortpflanzung (sei es agametisch oder gametisch) und ihre Entwicklung etwas bekannt sein wird. Solange wir nur die secundäre vegetative Fortpflanzung kennen, lassen sich nur mehr oder minder plausible Vermutungen äussern.

Auch von der zweiten Gruppe kennt man bisher nur vegetative Fortpflanzung durch Abschnürung sog. *Blastoformien,* blastula-artiger Hohlkugeln. So kann auch darüber noch kein endgültiges Urteil abgegeben werden. Allerdings lässt sich von der von *Neresheimer* (1904) benannten und genauer studierten Lohmannella behaupten, dass sie unter aller Metazoenorganisation steht, da sie nur aus einer inneren blastula-artigen Zellschicht und einer äusseren, resp. vorderen mit Pseudopodien ausgestatteten Protoplasmaschicht besteht. Letztere besitzt mehrere Kerne, die sich im Bau von denen der Blastula unterscheiden, aber keine Zellgrenzen. Vergleicht man das jüngste von *Neresheimer* abgebildete Stadium (1904, Fig. 13) mit einem jungen Orthonectiden-Plasmodium (etwa Fig. 60 bei *Caullery* und *Mesnil,* 1901), so ist man überrascht über die grosse Aehnlichkeit und wird zur Vermutung geführt, die Lohmannella für ein agametisches Orthonectiden-Plasmodium zu halten, dessen Agameten sich zu Blastulen entwickeln, die sich vegetativ vermehren. Ob dies seine Richtigkeit hat, kann nur durch das Auffinden der *Cytogonie,* vor allem der gametischen, klar gestellt werden. Bis dahin muss also auch über diesen Organismus und die offenbar nah verwandte Amoebophrya das endgültige Urteil aufgespart werden. Aus diesem Grunde halte ich es für das beste, diese Organismen vorderhand anhangsweise zu den Moruloidea, speciell den *Orthonectiden* zu stellen. Das System der Mesozoa gestaltet sich demnach folgendermassen :

MESOZOA.

1. Klasse **Moruloidea.**
   - 1. Ordnung **Rhombozoa.**
     - 1. Familie **Dicyemiden.**
     - 2. Familie **Heterocyemiden.**
   - 2. Ordnung **Orthonectida.**
     - Anhang : **Amoebophrya** und **Lohmannella.**

Digitized by Google

LITERATUR-VERZEICHNIS

Beneden (van), Éd., 1876. Recherches sur les Dicyémides, in : *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2e sér., t. XLI et XLII.

— 1882. Contribution à l'histoire des Dicyémides, in : *Arch. de Biol.*, t. III, 1882.

Borgert, A., 1901. Ueber die Karyokinese bei tripyleen Radiolarien, in : *Zool. Jahrb.*, Bd XIV.

Boveri, Th., 1892. Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris meg. etc., in : *Sitzungsber. Ges. Morph. und Phys.*, Bd VIII. München, 1892.

— 1899. Die Entwicklung von Ascaris meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, in : *Festschr. C. v. Kupfer*. Iena, 1899.

— 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Iena, 1904.

Braun, M., 1879-1893. Mionelminthen, in : Bronn, *Classen u. Ordnung*, Bd IV, Abt. 1 *a*.

Bresslau, E., 1904. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien, in : *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd LXXVI.

Bütschli, O., 1892. Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur, in : *Verh. naturh. mech. Ver.*, Bd I. Heidelberg (N. F.).

— 1903. Bemerkungen zu der Arbeit von A. Giardina, in : *Anat. Anzeiger*, Bd XXII.

Carnoy et **Lebrun**, 1899. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, in : *La Cellule*, t. XVI, 1899.

Caullery, M., et **Mesnil, F.**, 1901. Recherches sur les Orthonectides, in : *Arch. Anat. microsc.*, t. IV.

— 1904. Sur un organisme nouveau (Pelmatosphaera polycirri), parasite d'une annélide et voisin des Orthonectides, in : *Compt. rend. Soc. Biol. Paris*, t. LVI.

— 1905*a*. Sur le développement des ovules et les larves ciliées d'un Orthonectide hermaphrodite. Comparaison des cycles évolutifs des Orthonectides et des Dicyémides, in : *Compt. rend. Soc. Biol. Paris*, t. LIX.

— 1905*b*. Recherches sur les Actinomyxidies. I, in : *Arch. Protistenk.*, t. VI, 1905.

Delage, J., et **Hérouard**, 1899. Traité de zoologie concrète, t. II. Paris.

Digitized by Google

Erdl, 1843. Ueber die beweglichen Fäden in den Venenanhängen der Cephalopoden, in : *Arch. Naturg.*, Bd I.

Erlanger und **Lauterborn**, 1897. Ueber die Eireifung von Asplanchna, in : *Biol. Centralbl.*, 1897.

Francé, R., 1893. Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren, in : *Zeitsch. wiss. Zool.*, Bd LVI.

Fürth (von), O., 1903. Vergleich chem. Physiologie der niederen Tiere. Iena, 1903.

Garbowski, T., 1903. Morphogenetische Studien. Iena, 1903.

Giard, 1879. Les Orthonectides, nouvelle classe du Phylum des Vermes, in : *Journal de l'anat. et de la physiol.*, t. XV, 1879.

Giardina, A., 1901. Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, in : *Intern. Monatschr. Anat. Physiol.*

Goldschmidt, R., 1902. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum, in : *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd LXXI.

— 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen, in : *Zool. Jahrb.*, Bd XXI. Anat. Abt.

— 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus, in : *Zool. Jahrb.*, Bd XXI.

Grobben, C., 1882. Doliolum und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden, in : *Arb. Wiener zool. Inst.*, Bd IV.

Günther, K., 1903. Ueber den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, in : *Zool. Jahrb.*, Bd XIX. Anat.

Häckel, E., 1877. Nachträge zur Gastræatheorie, in : *Ien. Zeitschr. Naturwiss.*, Bd XI. (N. F.) Bd IV.

Häcker, V., 1895. Ueber Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops, in : *Arch. mikrosk. Anat.*, Bd XLVI.

— 1899. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Iena, 1899.

Halkin, H., 1901. Recherches sur la naturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum, in : *Arch. Biol.*, t. XVIII.

Hartmann, M., 1902. Studien am tierischen Ei. I, in : *Zool. Jahrb.*, Bd XV.

— 1904. Fortpflanzungsweisen der Organismen etc. (Vorläuf. Mitt. über den Generationswechsel der Dic.), in : *Biol. Centralbl.*, Bd XXIV.

Hatschek, 1888. Lehrbuch der Zoologie. Iena, 1888.

Hertwig, R., 1898. Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei Actinosphærium eichhorni, in : *Abh. bay. Acad. Wiss.* Bd XIX.

Digitized by Google

Hertwig, R., 1899. Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche Fortpflanzung? In : *Sitzungsb. Ges. Morph. und Phys.* München.

— 1902. Die Protozoen und die Zelltheorie, in : *Arch. Protistenk.*, Bd I,

— 1903*a*. Ueber Correlation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und Teilung der Zellen, in : *Biol. Centralbl.*, Bd XXIII.

— 1903*b*. Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma, München.

— 1904. Ueber die physiologische Degeneration bei Actinosphærium eichhorni, in : *Festschrift E. Häckel.* Iena.

Ikeno, 1898. Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane etc. bei Cycas, in ; *Journ. Col. Scienc.* Tokio, 1898.

Janicky (von), A., 1903. Beziehungen zwischen Chromatin und Nucleolen während der Furchung des Eies von Gyrodactylus elegans v. Nordm., in : *Zool. Anz.*, Bd XXVI.

Julin, Ch., 1882. Contribution à l'histoire des Mésozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides, in : *Arch. de Biologie*, t. III, 1882.

Katharíner, L., 1904. Ueber die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. Nordm., in : *Zool. Jahrb.*, Suppl. 7.

Koppen, N. A., 1892. Nabljondenia nad rasmnogeniem Ditziemid. Odessa, 1892. (Russ. Ref., in : J. Delage et Hérouard, *Traité de zoologie concrète*, t. II. Paris.)

Klein, L., 1890. Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox, in : *Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br.*, Bd V.

Kleinenberg, N., 1886. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychäten, in : *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd XLIV.

Kölliker, A., 1849. Ueber Dicyema paradoxum, den Schmarotzer der Venenanhänge der Cephalopoden, in : 2. *Ber. zootom. Anstalt*, S. 59. Würzburg, 1849,

Korschelt, E., 1895. Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis, in ; *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd LX, 1895,

Korschelt, E., und **Heider, K.**, 1890. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil, 1. Heft. Iena, 1890.

— 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil, 1. Lieferung. Iena, 1902.

Krohn, 1839. Ueber das Vorkommen von Entozoen und Krystallablagerungen in den schwammigen Venenanhängen einiger Cephalopoden, in : Froriep's *Neue Notizen*, Bd XI, N° 234, S. 214, 1839.

Lang, A., 1894. Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere. 1. Aufl. Iena, 1894.

— 1903. Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Iena, 1903.

Léger, L., 1904. La reproduction sexuée chez les Stylorynchus, in : *Arch. Protistenk.*, Bd III.

Digitized by Google

Léger, L., 1904. Considérations sur le genre Triactinomyxon et les Actinomyxidies, in : *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. LVI.

Leuckart, R., 1882. Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels, in : *Arch. für Naturg.*, 48. Jahrg., Bd I, 1882.

Lubosch, W., 1902. Ueber die Eireifung der Metazoen etc., in : *Ergebn. Anat. Entw.*, Bd XI, 1901.

Metschnikoff, E., 1881. Untersuchungen über Orthonectiden, in : *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd XXXV.

— 1886. Embryologische Studien an Medusen. Wien, 1886.

Mrázek, A., 1900. Analyse der Arbeit von Stolc, in : *Zool. Centralbl.*, Bd VII.

Neresheimer, E., 1904. Ueber Lohmannella catenata, in : *Zeits. wiss. Zool.*, Bd LXXVI.

Prowazek (von), S., 1904*a*. Die Entwicklung von Herpetomonas, in : *Arb. Kais. Gesundheitsamt*, Bd XX.

— 1904*b*. Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. *Ibid.*, Bd XXI.

Reuss, H., 1903. Die Cercarie und Sporocyste des Distomum duplicatum (Baer), in : *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd LXXIV, 1903.

Rhumbler, L., 1899. Allgemeine Zellmechanik, in : *Ergebn. Anat. Entw.*, Bd XVIII, 1899.

Schaudinn, Fr., 1899. Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphærium sieboldi, in : *Anh. Abh. Kgl. preuss. Acad. Wiss.* Berlin, 1899.

— 1902*a*. Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud., in : *Arb. Kais. Gesundheitsamt*, Bd XVIII, 1902.

— 1902*b*. Studien über krankheitserregende Protozoen etc. II. Plasmodium vivax. *Ibid.*, Bd XIX, 1902.

— 1903. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. *Ibid.*, Bd XIX.

— 1904. Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochæte. *Ibid.*, Bd XX.

Schauinsland, H., 1883. Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden, in : *Ien. Zeitschr. Naturw.*, Bd XVI.

Schütt, Fr., 1892. Ueber Organisationsverhältnisse des Plasmaleibes der Peridineen, in : *Sitzungsber. Pr. Acad. Wiss.* Berlin, 1892.

Siedlecki, 1905. Sur le rôle du Karyosome, in : *Bull. de l'Acad. des Sciences, Cracovie*, Class. Sc. math. et nat., n° 8, 1905.

Sobotta, 1895. Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus, in : *Arch. mikr. Anat.*, Bd XLV.

Stchelkanowzew, 1906. Die Entwicklung von Cunina proboscidia Metschn., in : *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd XVII.

Digitized by Google

Stolc, A., 1899. Actinomyxidies, nouveau groupe de Mésozoaires, parent aux Myxosporidies, in : *Bull. intern. de l'Acad. des Sciences, Bohême.* Pour 1898.

Strassburger, E., 1880. Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. Iena.

Veydovsky, F., und **Mràzek, A.**, 1903. Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung, in : *Arch. mikr. Anat.*, Bd LXII.

Waldeyer, W., 1901-1903. Die Geschlechtszellen, in : O. Hertwig, *Handb. der vergl. exp. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.*

Wheeler, 1899. The life history of Dicyema, in : *Zool. Anzeiger*, Bd XXII.

Whitman, C. O., 1882. A contribution of the Embryology-Lif. History and classification of the Dicemids, in : *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd IV.

Wilson, E. B., 1900. The cell in development and inheritance, 2. edit.

— 1901. Experimental studies in Cytology, I., in : *Arch. Entw.-Mech.*, Bd XII.

Ziegler, H. E., 1898. Experimentelle Studien über die Zellteilung, in : *Arch. Entw.-Mech.*, Bände VI und VII.

Digitized by Google

TAFELERKLÆRUNG

TAFEL I.

Schematische Darstellung des Zeugungskreises der Dicyemiden.

KZ = Kopfzellen; RZ = Rumpfzellen; AZ = Axialzelle; n = der primäre vegetative Kern der Axialzelle; sn = secundär vegetativer Kern der Axialzelle; Ag = Agamete.

I. Junges agametisches Individuum (Agamont) der ersten agametischen Generation (aus befruchteten Eiern hervorgegangen und wahrscheinlich der Neuinfektion dienend).

II. Aehnliches, etwas älteres Tier mit Entwicklungsstadien agametischer Individuen (primär-nematogen).

III. Teil eines grossen agametischen Individuums, die Entwicklung der späteren agametischen Generationen zeigend (primär-nematogen) : 1 = Gruppe von Agameten in verschiedenen Wachstumsstadien; 1a = Agamet in Teilung; 1b = Agamet mit vegetativen Chromidien; 1c = Bildung eines Secundärkernes aus Chromidien; 2 = reifer Agamet; 3-7 = Entwicklung der agametischen Individuen aus Agameten; 3 = Zweizellenstadium; 4 = weiteres Furchungsstadium, die Umwachsung der Axialzelle zeigend; 5 = Morulastadium mit heteropoler inäqualer Kernteilung der Axialzelle; 6 = junger agametischer Embryo nach dieser Teilung mit vegetativem Kern (n) und Uragamete in Teilung (uag); 7 = agametischer Embryo (mit 2 Agameten und Beginn der Differenzierung der Kopf- und Rumpfzellen) verlässt das Eltertier und erzeugt entweder agametische Brut, der Autoinfektion dienend wie II (primär-nematogen), oder Geschlechtsbrut wie V (primär-rhombogen); letzteres nur bei älterer Infektion nach einer Reihe von agametischen Generationen.

IV. Teil eines grossen agametischen Individuums, die Entwicklung der Geschlechtsgeneration zeigend; der Geschlechtsgeneration ist agametische Brut in demselben Tier vorausgegangen (Umwandlung von primär-nematogen in secundär-rhombogen). 1 = Agamet; 2 = Zweizellenstadium eines Weibchens; 3 = junges Weibchen mit 2 Eiern in der Axialzelle (die Keimbildung beginnt früher als beim agametischen Individuum); 4 = ausgebildetes Weibchen mit reicher Eibildung, umgeben von Spermatozoen (sp). Dasselbe zeigt den typischen Morulabau, die sonst somatischen Aussenzellen werden ebenfalls zu Eiern; 5 und 6 = Reifung und Befruchtung der Eier; 7 = erste Furchungsspindel; 8-10 = Entwicklung der Männchen aus befruchteten Eiern; 8 = Zweizellenstadium; 9 = weiteres Stadium; 10 = ausgebildetes Männchen mit dem axialen Hoden, bestehend aus 2 Nährzellen und 4 Ursamenzellen; dasselbe verlässt Eltertier und Wirt, um in andere Wirtstiere einzudringen, wo seine Spermatozoen Eier befruchten.

Digitized by Google

V. Junges, agametisches Tier, dessen Agameten sich direkt zu Geschlechtsindividuen entwickeln (primär-nematogen) und zwar hier zu Männchen, ein seltener Fall, da die Männchen in der Regel aus befruchteten Eiern hervorgehen. 1 = Agamet; 2-4 = männliche Entwicklungsstadien.

VI. Teil eines grossen, agametischen Individuums, das Schicksal der letzten Eigeneration zeigend, die sich zu agametischen Individuen entwickelt, während zuvor (IV) Männchen daraus hervorgegangen waren (Umwandlung von rhombogen in secundär-nematogen). 1 = erschöpftes Weibchen, die allein übriggebliebene Axialzelle, wovon schliesslich nur noch der Kern in der Elter-Axialzelle zurückbleibt; 2 = die sie umgebende letzte Eigeneration; 3 = Befruchtungsstadium; 4-7 = Entwicklung der ersten agametischen Generation aus befruchteten Eiern, die sich in derselben Weise vollzieht wie die der späteren aus Agameten (vergl. III, 3-7); 7 = agametischer Embryo der ersten Generation, verlässt das Grosselter, wahrscheinlich auch den Wirt zwecks Neuinfektion. Zeugungskreis geschlossen.

TAFELN II-IV.

Sämtliche Figuren dieser Tafeln sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat in Objektischhöhe entworfen. Benutzt wurde dazu ein apochromatisches Objektiv homog. Immersion 2 mm von Zeiss mit den Kompensationsocularen 4, 8, 18.

Mit Ausnahme der Figur 48, die nach dem Leben gezeichnet ist, sind alle Figuren nach Präparaten entworfen, die mit Hermann'scher Flüssigkeit oder Sublimat-Alkohol fixiert und mit Heidenhain'schem Eisen-Hämatoxylin (EH) mit oder ohne Nachfärbung mit Bordeauxrot (BR) und ausnahmsweise — dann besonders bemerkt — mit Delafield's Hämatoxylin oder Paracarmin gefärbt waren. Die Figuren 1, 2, 66, 67 und 94 sind Copien nach *Ed. van Beneden* (1876) und *Whitman* (1882).

Wo nicht besonders bemerkt, stammen sämtliche Figuren von Dicyema truncatum.

Fig. 1-4. Junge agametische Individuen.

Fig. 1 : von Dicyemennea gracile. Copie nach *Whitman*, 1882, Fig. 48.
Fig. 2 : von Dicyema truncatum. Id. id. Fig. 55.
Fig. 3. Wie Figur 1. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.
Fig. 4. Wie Figur 2. E. H. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 5. Kopfzellen von Dicyemennea gracile. Copie nach *Whitman*, 1882, Fig. 49.

Fig. 6. Kopfzellen von Dicyema truncatum. E. H. B. R. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 7. Kern der Axialzelle von Dicyema macrocephalum. E. H. B. R. Obj. 2 mm, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 8. Rumpfzelle eines jungen Agamonten von Dicyemennea gracile. Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$.

Fig. 9-20. Agametische Embryonen, die Bildung der ersten Agameten zeigend.

Fig. 9 und 10. Morulastadien agametischer Embryonen. E. H. Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$ (Fig. 10 von Dicyemennea gracile).

Digitized by Google

Fig. 11-16. Inäquale Kernteilung der Axialzelle bei agametischen Embryonen (Fig. 11 von Dicyemennea gracile). Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$.

Fig. 17. Endogene Zellbildung der Uragamete. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 18. Teilung der Axialzelle (abnorm) eines agametischen Embryo von Dicyema typus. Delafield's Hämatoxylin. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 19. Erste Teilung der Uragamete in einem agametischen Embryo von Dicyema moschatum. Nelkenölpräparat. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 20. Wie Figur 19 (Endstadium der Teilung) bei Dicyema typus. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 21. Dasselbe von einem freien agametischen Dicyema truncatum. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 22-25. Axialzellen von agametischen Individuen mit nur 2 Agameten.

Fig. 22 und 23. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 24. Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$.

Fig. 25. Obj. 2 mm, Oc. 4, Vergr. circa $\frac{500}{1}$.

Fig. 26-32. Teilung von Agameten. Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$.

Fig. 33-36. Axialzellen agametischer Individuen mit ihrem ganzen Inhalt.

Fig. 33 und 34. Obj. 2 mm, Oc. 4, Vergr. circa $\frac{500}{1}$.

Fig. 35. Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$.

Fig. 36-40. Zwei- (Fig. 40), Drei- (Fig. 36, 37), Vier- (Fig. 38) und Acht-Zellenstadium (Fig. 39) agametischer Embryonen. Figur 39 von Dicyema typus, Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$; die übrigen, Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$.

Fig. 41-47. Agameten mit Chromidien und Bildung secundärer Kerne. Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$.

Fig. 48. Amitose des primären vegetativen Kernes der Axialzelle eines jungen Agamonten. Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2000}{1}$.

Fig. 49. Primär-rhombogener Agamont mit einem weiblichen Embryo (♀ E.) von Dicyema typus. Obj. 2 mm, Oc. 4, Vergr. circa $\frac{500}{1}$.

Fig. 50. Secundär-rhombogener Agamont von Dicyema typus mit einem agametischen (ag. E.) und einem weiblichen Embryo (♀ E.). Obj. 2 mm, Oc. 4, Vergr. circa $\frac{500}{1}$.

Fig. 51. Teil eines secundär-rhombogenen Agamonten mit einem jungen Weibchen (♀) und 8 Agameten (Ag.). Obj. 2 mm, Oc. 4, Vergr. circa $\frac{500}{1}$.

Fig. 52. Rumpfzelle eines secundär-rhombogenen Agamonten mit einem aufgenommenen Agameten (Ag.). Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 53. Teil einer Rumpfzelle eines secundär-rhombogenen Agamonten mit ihrem Kern (n) und 5 Agametenkernen. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 54. Vorderende eines nematogenen Agamonten von Dicyema typus. Obj. 2 mm, Oc. 4, Vergr. circa $\frac{500}{1}$.

Fig. 55. Dasselbe wie Figur 54 von einem rhombogenen Agamonten.

Fig. 56-66. Entwicklung der Weibchen und Eibildung. (A.Z. = Axialzelle.)

Fig. 60, 61, 62 und 65 von Dicyemennea gracile.

Digitized by Google

Fig. 59 und 63 von Dicyema typus.

Fig. 66 nach *Ed. van Beneden*, 1876 (Taf. II, Fig. 19).

Fig. 56-58, 61 und 62. Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2250}{1}$.

Fig. 59, 60, 63, 64 und 65. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 59. Zweizellenstadium mit heteropoler Mitose der künftigen Axialzelle (A. Z.).

Fig. 58, 60 und 62. Bildung des ersten Eies in der Axialzelle.

Fig. 67. Junger Agamont von Dicyema typus, direkte Entstehung der Männchen (♂) aus Agameten zeigend. Nach *Ed. van Beneden*, 1876, Taf. I, Fig. 10.

Fig. 68. Axialzelle eines jungen rhombogenen Agamonten von Dicyema typus mit 2 männlichen Embryonen, dasselbe zeigend wie Figur 67. Obj. 2 mm, Oc. 4, Vergr. circa $\frac{500}{1}$.

Fig. 69-74. Entwicklung der Männchen.

Fig. 73 u. 74 von Dicyema typus. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$. A-Z = Axialzelle (Urnenkapsel); u. sz. = Ursamenzelle; r = lichtbrechende Körper; sz = Zellen des sog. Urnendeckels.

Fig. 75. Eingewandertes Männchen aus Sepianiere mit ausgebildeten Spermatozoen (nach dem Leben). Bezeichnungen wie in den Figuren 69-74. Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$.

Fig. 76-88. Reifung und Befruchtung der Eier.

Fig. 76, 77, 79, 83, 84, 87 und 88 von Dicyemennea gracile, Fig. 81 und 82, Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. circa $\frac{1000}{1}$; alle übrigen, Obj. 2 mm, Oc. 18, Verg. circa $\frac{2250}{1}$. ek = Eikern; sp = Spermatozoen; spk = männlicher Vorkern; c = Centrosom (Centriol); RK^1, RK^2 = erster und zweiter Reduktionskörper.

Fig. 89-93. Erste Furchungsteilung des befruchteten Eies; Fig. 89 und 90 von Dicyemennea gracile; Fig. 59, mit einem jungen Weibchen. Färbung Paracarmin. Fig. 81 und 82, Obj. 2 mm, Oc. 8, Vergr. $\frac{1000}{1}$; alle übrigen, Obj. 2 mm, Oc. 18, Vergr. circa $\frac{2250}{1}$.

Fig. 94. Erschöpftes Weibchen mit der letzten Eigeneration. Nach *Whitman*, 1882, Fig. 112.

Digitized by Google

INHALTSUEBERSICHT

Seite.

Einleitung 3

Material und Untersuchungsmethoden 5

Geschichte der Dicyemidenforschung 10

Kurze Uebersicht über den Zeugungskreis der Dicyemiden 14

Bemerkungen über Bau und Systematik der Dicyemiden 17

Specielle Darstellung des Zeugungs- und Entwicklungskreises. 25

A. Die agametischen Generationen 25

1. Bildung der Uragamete 26

a) Die inäquale Kernteilung 26

b) Die endogene Zellbildung 30

c) Heteropolie und qualitativ ungleiche Kernteilung 32

2. Vermehrung und Wachstum der Agameten 36

a) Die Entstehung der 2. Agamete 36

b) Der Teilungsvorgang der Agameten 38

c) Die Wachstumsperiode der Agameten 41

3. Vegetative Chromidien bei Agameten 45

4. Entstehung der secundär-vegetativen Kerne der Axialzelle 49

5. Entwicklung der agametischen Individuen 52

6. Schicksal der letzten Agametengenerationen. (Umwandlung der Nematogene in Rhombogene.) 59

B. Die gametische Generation 67

1. Weibchen. 67

2. Männchen 75

a) Bau der Männchen 77

b) Entwicklung 84

Digitized by Google

Seit

3. Reifung und Befruchtung der Eier 87
   a) Die beiden Reifungsteilungen. 87
   b) Das Spermatozoon im Ei 91
   c) Die erste Furchungsteilung 93
4. Schicksal der letzten Eigeneration. (Umwandlung der Rhombogene in Secundär-Nematogene.). 95

Die Neuinfektion der Tintenfische 98

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Dicyemiden 100

A. Die Beziehungen der Dicyemiden zu den Orthonectiden 100

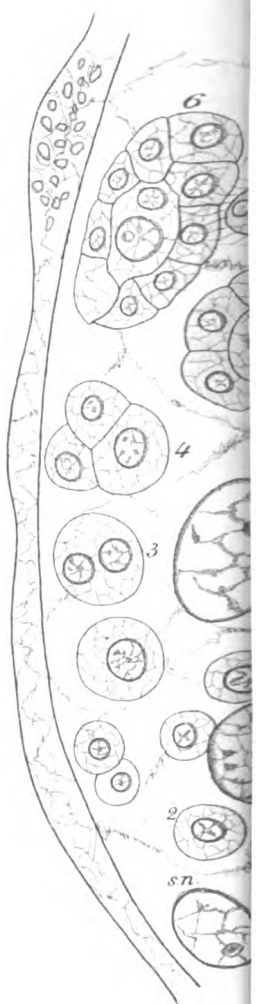
B. Stellung der Moruloideen im Tierreich 106

1. Beziehungen zu den Protozoen. (Vergleich des Generationswechsels der Moruloideen mit dem der Protozoen.) 106
2. Beziehungen zu den Metazoen 111
3. Begriff und Umfang der Mesozoen 113

Literatur-Verzeichnis 118

Tafelerklärung 123

Digitized by Google



HARTMANN, delin

Digitized by Google

Digitized by Google

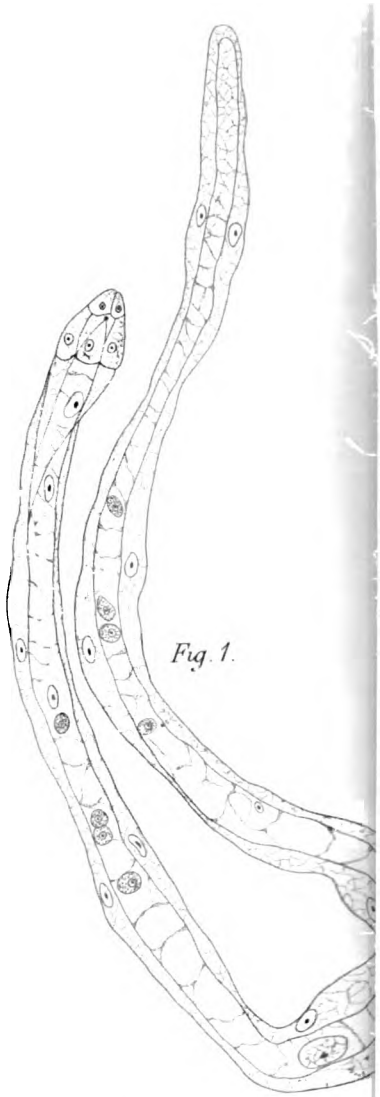


Fig. 1.

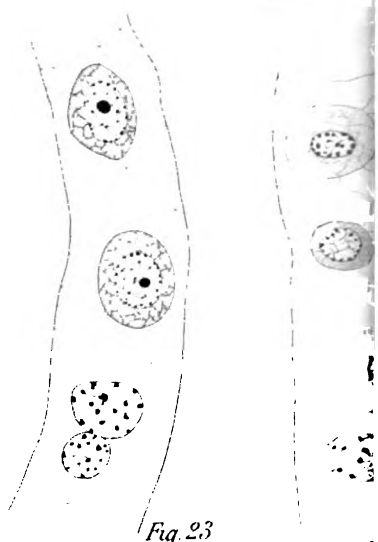


Fig. 2 3

HARTMANN dessin

Digitized by Google

Digitized by Google

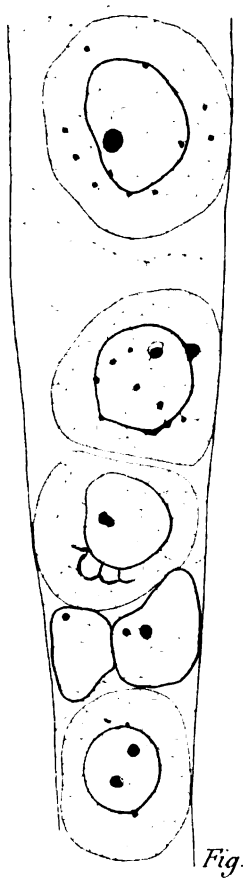


Fig. 35.

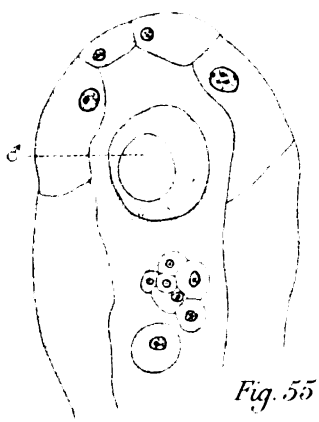


Fig. 55.

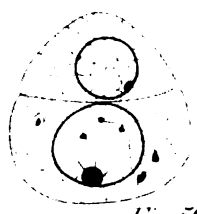
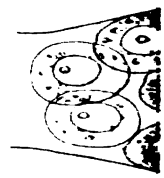


Fig. 56.

HARTMANN delin

Digitized by Google

Digitized by Google



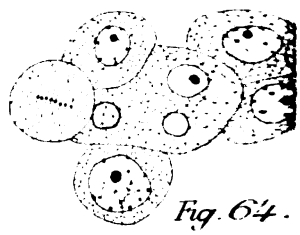


Fig. 64.

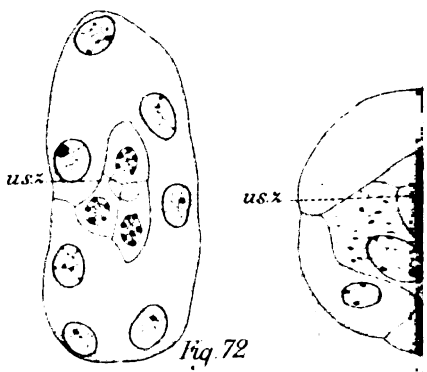


Fig. 72

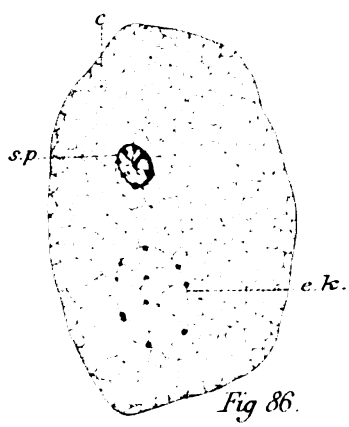


Fig. 86.

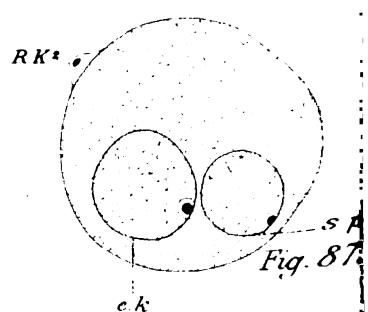


Fig. 87.

HARTMANN. delin

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

25562

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

CLASSE DES SCIENCES

MÉMOIRES

COLLECTION IN-4°.

DEUXIÈME SÉRIE. — TOME I.

FASCICULE IV.

STAINIER (X.). — Sur le mode de gisement et l'origine des roches métamorphiques de la région de Bastogne (Belgique). (162 pages, 45 figures, 3 planches.)

BRUXELLES
HAYEZ, IMPRIMEUR DES ACADÉMIES

Octobre 1907

Digitized by Google

Digitized by Google

JAN 21 1963

SUR

LE MODE DE GISEMENT

ET

L'ORIGINE DES ROCHES MÉTAMORPHIQUES

DE

LA RÉGION DE BASTOGNE (BELGIQUE)

PAR

X. STAINIER

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES, PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND
MEMBRE DE LA COMMISSION DE LA CARTE GÉOLOGIQUE DE BELGIQUE

(Présenté à la Classe des sciences, dans sa séance du 2 février 1907.)

Digitized by Google

Digitized by Google

PRÉFACE

Il existe au cœur de l'Ardenne des roches métamorphiques remarquables, qui, depuis 1835, époque où Cauchy les signala pour la première fois, sont devenues classiques dans la littérature géologique. Parmi ceux qui s'en sont occupés, on retrouve les plus beaux noms de la géologie belge, et peu de questions ont donné lieu à tant de recherches. Et cependant, malgré tous les travaux accumulés depuis tant d'années, l'accord est encore loin d'être fait sur l'origine de ces formations énigmatiques. Il y a quelques années à peine, lors d'une excursion de la Société belge de géologie, deux voix autorisées, celles de M. Gosselet et de M. Renard, faisaient encore entendre l'exposé des deux théories les plus opposées.

La question reste donc encore ouverte, et nous croyons faire œuvre utile en apportant dans le débat les nombreux matériaux que nous avons pu recueillir.

Au cours des travaux que nous avons poursuivis pendant plusieurs années, dans l'Ardenne, pour le levé de la carte géologique de Belgique, nous avons eu l'occasion de parcourir, dans le plus grand détail, la région classique de ces roches métamorphiques, ainsi que les alentours. Plus heureux que nos devanciers, nous avons eu la chance de pouvoir observer, dans les meilleures conditions, de très nombreux gisements de ces roches.

Digitized by Google

Nous devons cette chance à une circonstance bien connue de tous : c'est la transformation économique dont l'Ardenne nous donne aujourd'hui le spectacle. Le remarquable développement de la culture, de l'élevage et de l'industrie laitière a fait pénétrer partout le bien-être en Ardenne. Partout de nouvelles et solides constructions s'élèvent pour remplacer les vieilles masures de jadis. L'édification, en matériaux locaux, de ces bâtiments nécessite l'ouverture de nombreuses carrières. De plus, la voirie a bénéficié d'un développement inouï. De toutes parts les tranchées mettent le sous-sol à nu, et l'entretien des routes provoque l'ouverture d'innombrables ballastières, et presque toujours celles-ci sont ouvertes dans les massifs de roches dures métamorphiques. Grâce à tout cela, de nombreux affleurements dans le plus bel état de fraîcheur nous ont permis d'étudier à loisir le curieux mode de gisement des susdites roches. Nous avons, dès lors, pu recueillir une somme de matériaux que nous croyons de nature à jeter quelque lumière dans le débat. Nous estimons d'autant plus opportun de faire connaître ces matériaux, que l'existence des points d'observation est essentiellement éphémère. Comme nous le dirons plus loin, la plupart des gisements métamorphiques sont des plus localisés. C'est au point que quelques-uns d'entre eux ne persistent que quelques jours, et qu'à presque tous une exploitation intensive fait prévoir une courte existence.

Avant d'entamer notre sujet, disons tout d'abord que nous n'avons pas l'intention d'aborder l'étude de toute cette vaste région à laquelle A. Dumont a donné le nom de zone métamorphique de Paliseul, et qu'il disait s'étendre de la vallée de la Meuse aux frontières du Grand-Duché de Luxembourg. Je crois d'autant plus opportun de me limiter, que mes recherches ne se sont pas étendues à toute la zone de Paliseul. Mes levés pour la carte géologique se sont bornés à la partie de la zone comprise entre le Grand-Duché et le chemin de fer du Luxembourg. Certes, j'ai fait de nombreuses courses dans le périmètre des cartes avoisinantes, levées par mes collègues de la carte

Digitized by Google

géologique, mais ces courses n'ont pu, naturellement, me donner que des idées générales bien différentes de celles que l'on peut acquérir par le travail précis et fouillé nécessité par le levé d'une carte géologique.

Or, j'estime qu'au point de vue d'exposés généraux, il n'y a plus grand' chose à faire dans la question qui nous occupe. Les noms de Dumont, Gosselet, Renard, qui ont traité du sujet, nous sont un sûr garant que dans cette voie il ne reste plus qu'à glaner, sur le double terrain et de la stratigraphie et de la pétrographie. Pour faire encore avancer la question maintenant, c'est à de patientes et minutieuses études de détail qu'il faut faire appel. Voilà pourquoi je me confinerai dans l'étude de la seule région que j'aie suffisamment travaillée pour en parler en connaissance de cause. A cette région, j'ai cru bon de donner un nouveau nom, celui de RÉGION DE BASTOGNE, qui n'est, si l'on veut, qu'une subdivision de la grande zone de Paliseul.

Je crois utile de faire cette distinction, car il est d'ores et déjà certain pour tout le monde que Dumont, en créant cette zone de Paliseul, a englobé dans un concept trop grandiose des phénomènes à coup sûr disparates. Dans notre région de Bastogne, qui s'étend de Paliseul à la frontière du Grand-Duché, se trouvent confinés les phénomènes métamorphiques les plus caractérisés, les seuls d'ailleurs que j'examinerai. Car même dans cette région ainsi circonscrite, il y a encore, je pense, des phénomènes d'origine vraisemblablement fort différente.

Enfin, et le titre l'indique suffisamment, mon travail sera purement stratigraphique, laissant à d'autres plus compétents le soin de traiter la question au point de vue pétrographique, sans lequel évidemment on ne pourrait se faire de la genèse de ces roches métamorphiques qu'une idée incomplète.

Fortement imbu de ce principe, que pour la solution du problème la stratigraphie et la pétrographie devaient marcher de commun accord dans des voies systématiques, j'ai, au cours de mes explorations, recueilli un grand

Digitized by Google

nombre d'échantillons intentionnellement choisis. J'ai toujours noté dans le plus grand détail la position de ces échantillons, et dans les coupes que j'intercalerai dans ce travail je figurerai soigneusement la position de ces échantillons. Je mets bien volontiers ceux-ci à la disposition du spécialiste qui voudra se livrer à leur étude, et de cette façon les observations pétrographiques et stratigraphiques portant sur les mêmes faits, seront comparables et se prêteront mutuellement une nouvelle force.

Digitized by Google

SUR

LE MODE DE GISEMENT

ET

L'ORIGINE DES ROCHES MÉTAMORPHIQUES

DE

LA RÉGION DE BASTOGNE (BELGIQUE)

PREMIÈRE PARTIE

MODE DE GISEMENT DES ROCHES MÉTAMORPHIQUES

CHAPITRE PREMIER

Age des roches métamorphiques de la région de Bastogne.

Avant d'aller plus loin, il est bon de dire quelques mots de l'âge des roches dont nous allons étudier les transformations. Comme cette question d'âge ne présente avec mon sujet qu'une relation plutôt indirecte, je serai bref, et je l'aurais encore été davantage, si ce n'était pas la première fois que j'ai l'occasion de m'expliquer sur les idées dont on peut voir l'expression graphique et concrète sur les feuilles de la carte géologique de la région éditées sous mon nom.

Digitized by Google

Dans cette question, comme dans presque toutes celles qui intéressent l'Ardenne, deux grands noms occupent une position absolument prépondérante. Ce sont ceux de A. Dumont et de J. Gosselet, et en résumant leurs idées, on résume tout l'état de la question à l'époque où j'ai commencé mes levés.

L'opinion de Dumont, consignée dans son mémoire si connu sur le terrain rhénan de l'Ardenne et dans sa carte géologique de la Belgique, c'est que la majeure partie de la région est occupée par l'étage taunusien de son système rhénan. Vers l'Ouest, le taunusien reposerait sur l'étage gedinien de l'extrémité orientale de la presqu'île de Saint-Hubert, lequel gedinien embrasserait lui-même le petit massif cambrien de Serpont.

Dans de nombreux travaux et, finalement, dans son grand ouvrage : l'*Ardenne*, le plus grand monument élevé à la géologie de la Haute-Belgique, J. Gosselet a émis des idées sensiblement différentes de celles de Dumont. Nous allons essayer de les résumer ici, en les exposant par points successifs.

1° Le terrain gedinien inférieur n'est pas représenté sur le pourtour du petit massif cambrien de Serpont. Le premier dépôt gedinien formé dans cette région, l'arkose de Bras, se trouve, non à la base du gedinien, mais à la base du gedinien supérieur, de l'assise des schistes de Saint-Hubert.

2° L'assise connue dans le bassin de Dinant sous le nom de schistes de Saint-Hubert présente, dans le bassin de Neufchâteau et le golfe de Charleville, des variations dont les unes tiennent aux circonstances inhérentes aux conditions existant lors du dépôt (facies) et les autres aux transformations que l'assise a subies depuis sa formation (métamorphisme).

3° A l'Est du massif cambrien de Serpont, le bassin de Dinant est séparé du bassin de Neufchâteau par une grande faille, la faille de Remagne. A première vue, il semblerait que la différence des deux opinions de Dumont et de Gosselet soit minime et qu'elle se ramène en résumé à la question de savoir si les roches qui environnent le massif de Serpont sont ou uniquement du gedinien supérieur (Gosselet), ou du gedinien surmonté de taunusien (Dumont). Or on sait qu'en pareil cas, classer des roches successives, concordantes, peu différentes au point de vue lithologique, est une

Digitized by Google

opération sans intérêt scientifique et plutôt une affaire de sentiment qui m'aurait fort peu intéressé. Mais dans l'espèce, il y a des points plus importants et des divergences de vue plus accentuées.

Comme l'a montré M. Gosselet, outre la question de détermination d'âge, il y a encore en jeu, dans la solution du problème, des questions de transgressions, de lacune de sédimentation, de facies lithologiques, de géographie de l'Ardenne à l'époque du rhénan, qui sont de très grande importance.

Me voyant, lors de mes levés et plus tard lors de leur coordination graphique, en présence de deux opinions divergentes aussi hautement respectables, je me suis trouvé, tout le monde le comprendra, dans une position des plus perplexes. Cette perplexité était encore augmentée par cette circonstance que, antérieurement à la publication de mes cartes, d'autres planchettes de la carte géologique de Belgique, levées par mon collègue M. V. Dormal, avaient déjà paru pour une partie de la région litigieuse et que sur ces planchettes l'opinion de Dumont avait été entérinée par l'auteur, dans ses grandes lignes et implicitement adoptée par le Conseil de Direction de la carte puisqu'il en avait autorisé l'impression.

L'examen des faits, sans parti pris, m'a conduit à admettre comme vraies ou tout au moins comme le plus vraisemblables à la fois une partie des idées de Dumont et une partie des idées de Gosselet, et, j'en suis convaincu, M. Gosselet, dont l'esprit critique a fait faire tant de progrès à nos connaissances, sera le premier à admettre qu'on puisse différer d'opinion avec lui.

Disons tout d'abord qu'aucun des problèmes que soulève la chronologie des formations du sous-sol du plateau ardennais et la tectonique de cette région n'est susceptible d'une solution précise, de nature à emporter toutes les convictions. Cela tient à un concours de circonstances bien connu de tous ceux qui ont étudié cette région, le marteau à la main.

Parmi les principales de ces circonstances, nous pouvons citer :

1° En toute première ligne, la rareté et l'éloignement des points d'observation, base de toute interprétation. Rien d'étonnant donc que l'hypothèse et l'arbitraire ne dominent en maîtres dans ces contrées;

2° Dans les rares affleurements naturels ou artificiels, l'altération météo-

Digitized by Google

rique, très active dans ces pays humides, à climat extrême, agit avec énergie, modifie et rend méconnaissables les roches; et seuls quelques types lithologiques résistants parviennent à percer le manteau de roches meubles, donnant ainsi à tout pays un cachet de structure géologique monotone;

3° La composition lithologique de tous les étages du rhénan oscille autour d'un très petit nombre de roches, les unes à base de silice, les autres à base d'argile ou des mélanges de ces deux éléments. D'où un petit nombre de roches caractéristiques qui, par suite de modifications de facies originelles et de transformations dues au métamorphisme, se remplacent, se substituent les unes aux autres avec la facilité la plus déplorable;

4° Enfin, il me reste à signaler l'absence presque complète, dans les étages inférieurs du rhénan, les étages litigieux, l'absence, dis-je, de fossiles.

On ne s'étonnera plus de voir des divergences de vue en songeant à toutes ces difficultés, et je n'ai pas la prétention d'avoir résolu entièrement la question. Tout compte fait, il ne m'a pas été possible d'adopter une opinion unique. Je me suis arrêté à une solution intermédiaire, en prenant dans les idées de Dumont et de Gosselet les choses qui m'ont paru les plus vraisemblables. Pour exposer la chose, il faudrait entrer dans des développements qui seraient nuisibles à l'enchaînement de ce travail, et je crois plus utile de traiter cette question, subsidiaire d'ailleurs, dans une annexe qui figurera à la fin de mon ouvrage. J'éviterai ainsi de lancer des affirmations sans preuves, et ceux que la question intéresse trouveront là l'exposé plus complet de mes idées sur la question.

CHAPITRE II.

Sructure générale de la région.

§ 1. — Plissements.

La région que nous étudions se trouve à cheval sur l'axe de l'Ardenne. Cet axe est constitué par une grande voûte avec des bombements secondaires, voûte dont le sommet passe par le centre des massifs cambriens de Rocroi

Digitized by Google

et de Serpont et suit par conséquent une direction presque ouest-est, de Rocroi à Serpont. Puis de Serpont à Trois-Vierges, la direction de la voûte devient presque sud-ouest à nord-est.

Autour du massif de Serpont, la grande voûte est formée elle-même de voûtes secondaires, au nombre de quatre, constituées pour les trois premières, celles de Poix, de Villance et de Bras, par des relèvements des schistes bigarrés du gedinien inférieur (Gc) et la quatrème par le relèvement cambrien de Serpont. La grande voûte centrale présente encore dans le coin sud-ouest de la région qui nous occupe, une large digitation vers l'est et dont l'axe intéresse même les roches gediniennes de l'étage de Mondrepuits (Gb). Au méridien de Serpont, il y a dans la voûte centrale un bombement secondaire de cambrien, mais à partir de là, vers l'est, la voûte s'enfonce de plus en plus, de façon que le taunusien qui forme son axe disparaît de la surface dans le Grand-Duché.

C'est cette grande voûte qui sépare ces deux grandes unités géographiques de l'Ardenne auxquelles M. Gosselet a appliqué les noms de bassin de Dinant et bassin de Neufchâteau. Nous estimons que ce trait de la géographie et de la géologie du Luxembourg existait déjà dans les mers où se déposaient les sédiments du devonien inférieur.

Comme cela se présente presque toujours, la grande voûte centrale de l'Ardenne ne possède pas un axe principal continu, mais bien plusieurs axes non situés dans le prolongement l'un de l'autre, mais qui se relayent parallèlement les uns aux autres. Ainsi de Hirson à Serpont, il y a un axe de voûte à peu près continu, mais contrairement à ce que l'on croyait primitivement, cet axe ne se poursuit guère vers l'est, et ce n'est pas lui qui forme l'axe de la voûte du taunusien de Bastogne. Ce rôle est repris par un autre axe plus septentrional qui naît dans la voûte de schistes bigarrés gediniens inférieurs (Gc) de Bras-Freux. Celui-ci se plonge vers l'est, comme je l'ai représenté sur la carte annexée à ce travail.

Comme on peut le voir aisément sur cette carte et sur les coupes qui la complètent, près du massif de Serpont, la voûte centrale est fort large et ses ondulations secondaires sont fort étalées, comme l'indique la faible inclinaison des couches et les contours fort arrondis des plis.

Digitized by Google

Au fur et à mesure que l'on s'avance vers l'est, cette voûte diminue de largeur.

Le flanc sud de la voûte se compose de couches dont l'inclinaison maximum (65°) se présente vers le bout est de la voûte. Cette inclinaison va graduellement en diminuant en s'avançant vers l'ouest, atteint son minimum (environ 20°) autour de la voûte secondaire, dans le canton de Paliseul, puis augmente graduellement en avançant vers la vallée de la Meuse. Ce flanc n'est certainement pas simple, mais composé lui-même de plis parfois très serrés et presque indiscernables, surtout dans la région des fortes inclinaisons. Il est vraisemblable que par là il y a un grand nombre de plis très serrés isoclinaux, et qui à cause de cela échappent presque totalement à la détermination, car nous n'avons aucun moyen de reconnaître les couches renversées de celles qui ne le sont pas, et les charnières des plis sont bien rarement visibles. Je suis amené à admettre l'existence de plis nombreux, justement parce que j'ai vu de temps en temps de ces charnières et aussi à cause des différences légères que l'on observe dans les directions et les inclinaisons, différences explicables dans le cas de plis très serrés, inexplicables dans un train de couches simplement redressées en masse. Ce flanc sud de la voûte, jalonné tout du long par l'étage taunusien supérieur des phyllades ardoisiers d'Alle, bien reconnaissables, présente une rectitude remarquable, et est à peine festonné par un ou deux plis sans importance.

Il n'en est pas de même du flanc nord de la voûte centrale. Ce flanc est incomparablement plus large, plus ondulé et plus festonné que le flanc sud. Ainsi, en allant de l'ouest vers l'est, on le voit successivement projeter, vers le nord-est, la grande digitation ou presqu'île de Grand-Halleux, puis les deux petites digitations de Prelle et de Sainte-Ode, puis la grande digitation du bois de Chabry. Ce flanc nord est accidenté par un grand nombre de plis aisément reconnaissables cette fois.

Pour faciliter la compréhension de ce qui précède, j'ai dressé trois coupes transversales à travers la région de Bastogne. Ce sont les coupes de la planche 2.

Digitized by Google

§ 2. — Fractures.

On sait que M. Gosselet, dans ses travaux sur la région et, notamment, dans un travail spécial (III) (1), a émis l'idée qu'il y existait une faille importante qu'il a appelée faille de Remagne dont il a décrit la formation, les allures et les effets et qu'il a figurée plusieurs fois (V, pl. I et sur la carte annexée à son ouvrage l'*Ardenne*). Il a résumé lui-même, comme suit, les faits principaux concernant cette faille (voir p. 192) : « A partir du petit massif... de Serpont, elle (l'assise de Saint-Hubert) est limitée au nord-ouest par une faille presque parallèle aux couches, faille qui a été déterminée parce que le mouvement général de translation vers le nord ne rencontrait plus de ce côté la résistance que lui opposait à l'ouest le plateau silurien (cambrien), situé à une faible profondeur sous le devonien de Gedinne. Les couches du bassin de Neufchâteau (schistes de Sainte-Marie, de Bertrix et de Bastogne) ont glissé le long de la faille, dans la direction de l'ouest-nord-ouest, de manière à couper en sifflet les diverses assises du bassin de Dinant. Le résultat de tous ces mouvements les a métamorphosés. Leur métamorphisme est double : Il est à la fois général et sporadique ».

En lisant tout ce que M. Gosselet a écrit sur la faille de Remagne, on voit que le concept de cette faille est en grande partie théorique. Il n'a jamais eu l'occasion de l'observer directement, et comme fait positif, à l'appui de son existence, il ne cite que le contact anormal des couches du facies gedinien du bassin de Neufchâteau avec les couches du facies gedinien de Saint-Hubert.

Je n'ai pas été plus heureux que M. Gosselet. Je n'ai, malgré mes recherches, jamais pu découvrir la faille, et j'ai même reconnu que sur une bonne partie du tracé supposé de la faille, le contact anormal signalé n'existait pas. Comme, d'un autre côté, tout le présent travail a justement pour but de combattre les idées théoriques sur lesquelles reposait surtout le concept de

---

(1) Les chiffres romains, en caractères gras, entre parenthèses, renvoient au chiffre correspondant de la bibliographie qui se trouve à la fin de ce travail, dans l'annexe 4.

Digitized by Google

la faille de Remagne, on comprendra aisément que je ne sois pas partisan de son existence. Cette question présente pour mon sujet une importance si capitale, qu'elle mérite d'être traitée à fond, avec un développement qui, encore une fois, serait, à cette place, nuisible à l'enchaînement de mes idées. Aussi je me réserve de traiter la question *in extenso*, d'abord en traitant de l'origine du métamorphisme, où j'examinerai le concept théorique, et, ensuite, dans une annexe, à la fin du travail, où j'examinerai les questions de fait.

Si, comme je le pense, la faille de Remagne n'existe pas, il est vrai, cependant, que sur une petite partie de son tracé, il y a une autre faille, la faille de Serpont, qui a été découverte par M. Malaise lors de ses levés de la planchette de Bras. Cette faille, que j'ai eu l'occasion d'étudier avec M. Malaise, me paraît très probable. On peut discuter l'amplitude de son rejet, son extension à l'est et à l'ouest, mais sa réalité me paraît découler naturellement des contacts anormaux qu'elle produit tout le long du massif de Serpont, où elle met le cambrien en contact avec le taunusien. En admettant même, ce qui est possible, que l'assise des grès de Libramont, considérée sur la carte de Bras comme taunusienne, soit, en réalité, en tout ou en partie gedinienne, les strates inférieures de l'assise de Saint-Hubert manqueraient encore au contact du cambrien. Ajoutons, cependant, pour être complet, que cette faille, pas plus que celle de Remagne, n'a été observée directement.

La région que nous étudions ne se montre pas plus fracturée que n'importe quelle région environnante ni qu'aucune autre région plissée de Belgique. On parcourt parfois de très grandes étendues, sans rencontrer, dans les affleurements, aucune cassure, si minime soit elle. A vrai dire, vu l'écartement des affleurements, bon nombre de failles pourraient passer inaperçues, mais nous ne pouvons évidemment tabler que sur ce que nous voyons. Dans d'autres endroits et sans motifs apparents, on constate, au contraire, que les affleurements, les carrières surtout, présentent de très nombreuses cassures. A vrai dire, ces cassures n'ont jamais qu'une très faible importance. Ce ne sont la plupart du temps que de simples diaclases ou des failles avec un rejet infime, sans influence sur la tectonique de la région. Dans quelques

Digitized by Google

endroits, ces cassures sont assez multipliées pour donner à des paquets de terrains un aspect presque broyé. L'immense majorité des cassures se présente dans les endroits où les roches exécutent des plissements aux flancs peu inclinés ou dans les strates horizontales. Dans les roches fortement inclinées, ces cassures sont incomparablement plus rares. Enfin, presque toujours ces cassures s'observent dans les bancs de grès. Cela peut tenir à ce que le grès était, par sa nature, plus apte à se fracturer, ou bien que dans les phyllades les cassures sont bien moins visibles et se confondent avec les nombreux joints qui les traversent.

Pour mieux saisir la nature de ces cassures et leur influence sur les allures des terrains, nous avons représenté, sur la figure 1 de la planche 3, une coupe à assez grande échelle, d'une des localités les plus fracturées de la contrée, et comme point de comparaison, nous avons figuré sur la même planche (fig. 2), la coupe d'une des régions les moins tourmentées.

Maintenant, par quelques coupes de détail, nous tâcherons d'illustrer les différentes espèces de failles que présente la zone de Bastogne.

A. — *Diaclases.*

Il est bien rare, dans cette zone, que les bancs de grès, assez purs, ne présentent pas de crevasses. Ces crevasses, d'abord béantes, se sont ultérieurement remplies de quartz par exsudation des parois.

Ce sont ces filons quartzeux qui fournissent les beaux cristaux de bastonite (lépidomélane) et les amas de kaolin bien connus. Ces crevasses sont presque toujours entièrement confinées dans les bancs de grès. Parfois, cependant, elles pénètrent, et avec elles leur remplissage de quartz, légèrement, dans les bancs phylladeux encaissant les bancs de grès. Dans un seul cas, dans une tranchée du chemin de fer Bastogne-Wiltz, à 800 mètres ouest de la gare de Benonchamps (pl. de Wardin, note 50) (1), j'ai vu des cre-

(1) Afin de permettre un repérage complet des points d'observation signalés dans ce travail, j'indique, entre parenthèses, les numéros de mes notes de voyage figurant sur les minutes au $^1/_{20000}$ déposées au Service géologique.

Digitized by Google

vasses quartzeuses se poursuivre, béantes et vides, dans le phyllade encaissant (1).

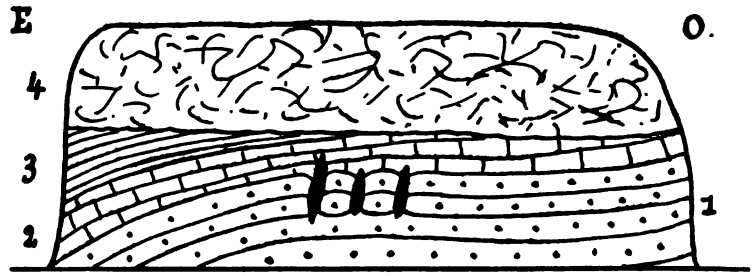


FIG. 1.

1. Grès gris stratoïde.
2. Psammite gris avec minces intercalations schisteuses.
3. Schiste gris psammitique.
4. Éboulis de carrière.

Carrière au bord de la route de Sibret à Chaumont, à 700 mètres sud-est de la gare (pl. de Sibret, note 1059).

Les fissures quartzeuses sont toujours plus nombreuses que dans ce cas-ci et se présentent même dans des bancs absolument rectilignes et peu inclinés, comme on pourra le voir dans bon nombre de coupes qui vont suivre.

Dans ces bancs rectilignes, les crevasses sont toujours perpendiculaires à la stratification, traversant ou non toute l'épaisseur du banc de grès.

Dans ce cas simple, il est évident que la pression qui a agi sur le banc s'est fait sentir normalement aux bancs. Si elle s'était fait sentir tangentiellement, elle aurait évidemment produit des crevasses de bâillement parallèles aux joints de stratification.

Dans d'autres cas, très fréquents, les bancs de grès, de peu d'épaisseur, ont pris une curieuse allure en chapelet que l'on peut voir sur la figure 19, page 55. Le banc inférieur de la coupe montre une série de renflements et d'étranglements. A chaque étranglement correspond toujours une crevasse quartzeuse. L'allure si particulière de ces bancs doit provenir, me semble-t-il, de la succession des causes suivantes. Tout d'abord, une pression normale à

(1) Sauf indication contraire, tous les points d'observation décrits dans ce travail appartiennent au taunusien inférieur.

Digitized by Google

la stratification se produit des crevasses, normales également. Ensuite, une pression tangentielle à la stratification a donné naissance au renflement des compartiments du banc déjà segmenté. Cette seconde pression a dû se produire après la première. On s'en aperçoit à la forme des crevasses situées dans les étranglements. Ces crevasses ont, en effet, la forme de fuseaux dont les deux pointes partent de l'étranglement. On voit ainsi la crevasse primitive bâiller de plus en plus et se renfler au milieu, au fur et à mesure que s'accentue le renflement du compartiment de grès sous l'influence de la pression tangentielle. On voit très bien la forme particulière de ces crevasses sur la figure suivante (fig. 2).

Lorsque les bancs, au lieu d'être restés rectilignes, sont arqués ou plissés, ils présentent presque toujours des crevasses et des renflements, mais ceux-ci affectent alors plutôt la forme d'ondulations. En effet, les compartiments d'un banc sectionné par des crevasses montrent des plans de stratification, non plus bombés tous les deux, mais courbés dans le même sens et tournant tous deux leur concavité vers le même point, qui est le centre de courbure général du banc. Cette allure se voit très bien sur la coupe suivante, où nous reproduisons une portion agrandie de bancs plissés, visibles dans une tranchée de la route de Recogne à Houffalize, à 800 mètres au sud de la borne 41 (pl. de Houffalize, n° 109).

On y voit un banc de grès hundsruckien inférieur intercalé dans des schistes psammitiques.

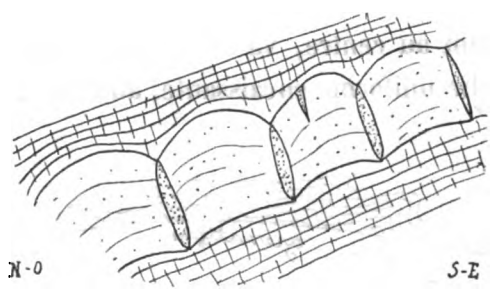


Fig. 2.

Dans des plissements semblables, on devine que la partie du banc la plus comprimée est évidemment celle qui est la plus près du centre de courbure. Aussi, on voit fréquemment, dans ce cas, des crevasses en forme de demi-

Digitized by Google

fuseau, comme dans la figure 2 ci-dessus, et alors la pointe du demi-fuseau est toujours tournée vers le centre de courbure et la partie dilatée reportée vers la partie la moins comprimée du banc.

Dans les différents cas que nous venons d'étudier, les pressions semblent toujours avoir été symétriques. Mais pour peu que le cas ait été différent, on s'en aperçoit immédiatement. Les crevasses ne restent plus perpendiculaires à la stratification, elles se couchent, entraînées par la pression maximum.

De plus, les crevasses s'amincissent du côté le plus entraîné et se dilatent du côté opposé. La coupe de la figure 19, page 55, que nous avons déjà citée, est hautement instructive à cet égard. Les deux bancs de grès inférieurs de la carrière montrent de la façon la plus évidente l'entraînement de la partie supérieure, du sud-est vers le nord-ouest; et comme conséquence, on observe tous les faits que nous venons de décrire, dans la forme et la disposition des crevasses. La plus grande intensité de la pression vers le haut, dans cette carrière, se manifeste encore par d'autres caractères des plus intéressants. Ainsi dans le banc n° 2 de la coupe en question, la partie inférieure est massive, tandis que la partie supérieure se divise en petits bancs et prend un aspect schistoïde. Cette pression est même maximum, chose des plus intéressantes, juste au-dessus du nodule grenatifère n° 3 de cette coupe. A cet endroit, et là seulement, il y a, juste au-dessus de la roche grenatifère, une couche de quartzophyllade zonaire présentant les curieux plissements qu'indique la coupe suivante. Cette couche plissée, qui n'a que 0m02 de puissance maximum au centre, va en s'amincissant et se fond insensiblement, dans la roche uniforme encaissante, aux deux bouts.

FIG. 3.

Dans la tranchée du chemin de fer Bastogne-Wiltz, qui se trouve à côté du moulin de la Barbe, on voit une curieuse coupe qui montre plusieurs faits importants. On y voit que postérieurement à la production des crevasses,

Digitized by Google

dans un banc de grès intercalé dans des quartzophyllades, une poussée du sud-est vers le nord-ouest a refoulé le quartzophyllade le long des bancs de grès. Les crevasses qui se prolongeaient dans le quartzophyllade ont été entraînées dans le mouvement, et le remplissage quartzeux s'était déjà accompli, puisque le quartz a participé au mouvement et est étiré et laminé dans l'extrémité repliée de la crevasse (pl. de Wardin, n° 55).

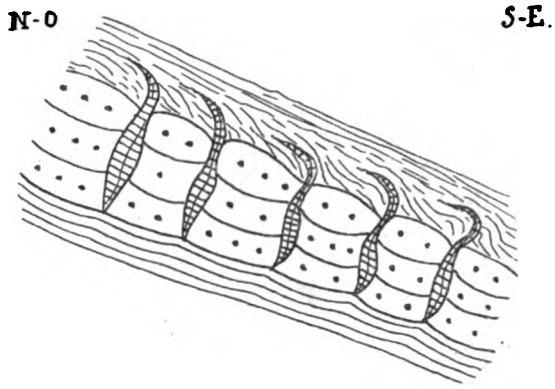


Fig. 4.

Dans un autre cas, j'ai observé une relation remarquable entre la direction des cassures et celle du clivage schisteux. Dans une carrière à 200 mètres au nord-est du hameau d'Acul (pl. de Sibret, n° 901), on exploite des phyllades noir-gris ilménitifères avec deux petits bancs de grès très dur intercalés. Les cassures ont exactement la même allure que les joints de

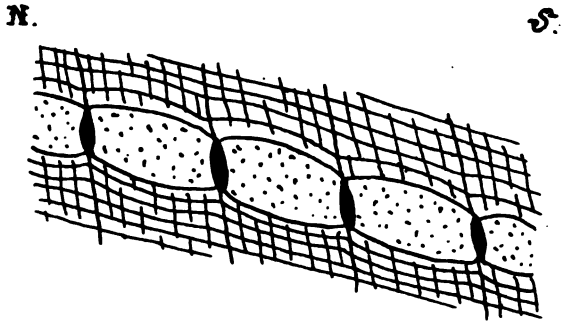


Fig. 5.

clivage schisteux qui découpent en grand nombre la roche phylladique. On voit même un joint de clivage prolonger, de part et d'autre, chaque cassure du banc de grès.

Digitized by Google

B. — *Failles.*

Lorsque les poussées inéquilatérales dont nous venons de voir les premiers effets, à la fin du paragraphe précédent, prennent une amplitude plus grande, il en résulte des failles avec rejet, fort communes mais toujours peu importantes. Nous allons en examiner quelques types, à la lueur des faits.

Les failles se présentent parfois sous forme de failles normales types qui, étant restées béantes, ont pu ultérieurement se remplir aussi de quartz filonien, comme dans la coupe ci-dessous.

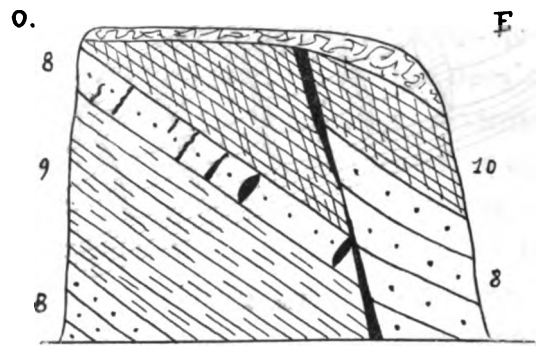


FIG. 6.

8. Grès argileux.
9. Psammite avec beaux ripple-marks sur les joints.
10. Phyllade gris de Sainte-Marie.

Carrière, 1 kilomètre à l'ouest de l'église de Sibret (pl. de Sibret, n° 1054).

Les failles sont parfois si nombreuses en un endroit donné, qu'un affleurement en est entièrement découpé en petits compartiments qui ont joué les uns par rapport aux autres, tout en maintenant pour les bancs, dans leur ensemble, une allure peu modifiée. C'est ce que l'on voit bien sur la coupe suivante :

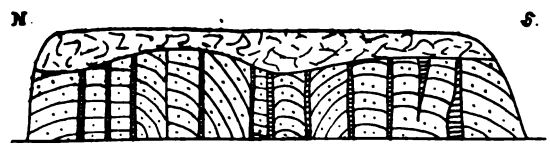


FIG. 7.

Carrière de psammite stratoïde, un peu ilménitifère, à 200 mètres au nord-ouest de Gérimont (pl. de Sainte-Marie, n° 353).

Digitized by Google

Dans cette coupe, la roche semble avoir obéi à un phénomène de tassement, mais dans l'exemple suivant le tassement se combine avec une poussée latérale dont les effets se marquent dans la coupe de la façon la plus convaincante qu'il soit possible d'imaginer.

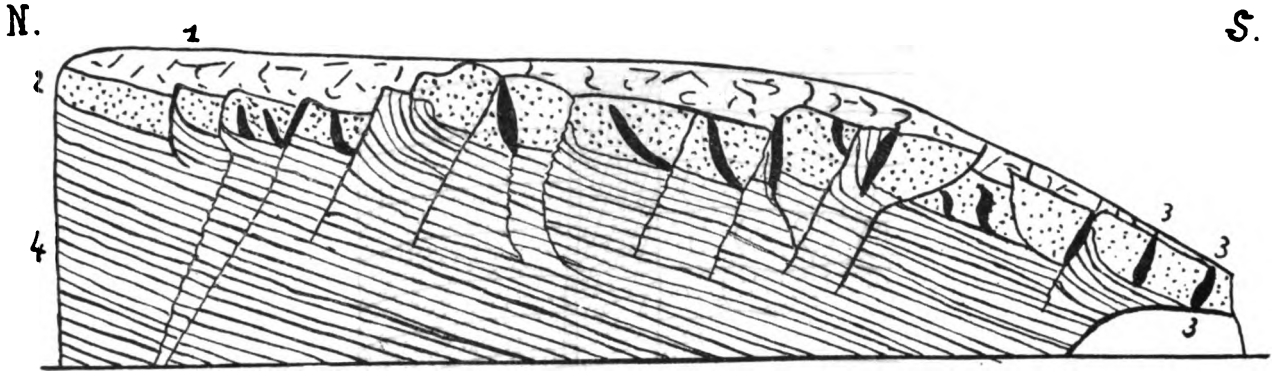


FIG. 8.

1. Éboulis de carrière.
2. Banc de 0=80 de grès gris-bleu très dur.
3. Filons de quartz avec bastonite.
4. Phyllade gris luisant.

Carrière sur le chemin de Brul à Chenogne, à 800 mètres à l'est du moulin de Brul (pl. de Sibret, n° 1012).

Il n'est pas rare de rencontrer des failles à forte ouverture, remplies de matériaux divers. A Bastogne, à la carrière Blérot, contre la célèbre carrière Marquet (aujourd'hui carrière Hansez) (pl. de Bastogne, n° 215), on voit dans du grès blanc verdâtre très dur, bastonitifère, des crevasses atteignant parfois 1 mètre de largeur et remplies de grès semblable à celui des parois, broyé, sillonné de filons de quartz, comme on peut le voir sur la coupe suivante :

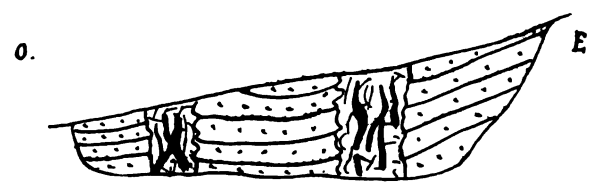


FIG. 9.

Mais la coupe la plus curieuse que nous ayons pu voir à cet égard se

Digitized by Google

trouve dans une carrière à l'angle sud-ouest du thier de Tirifin, rive droite du ruisseau de Rechrival, à 800 mètres au nord du moulin de Houmont (pl. de Sibret, n° 889). Cette carrière, dont nous aurons plus d'une fois l'occasion de parler, montre la coupe partielle suivante :

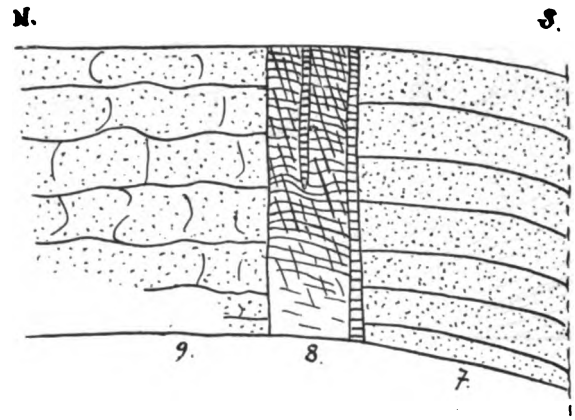


Fig. 10.

7. Grès vert, dur, stratoïde, avec ripple-marks.
8. Psammite schisteux.
9. Grès vert en bancs ondulés, très fracturés.

On voit donc, dans cette coupe, une faille de plus de 1 mètre de large dans laquelle est descendu un paquet de roches différentes. A un moment donné, le remplissage de la faille n'était pas complet, puisque deux crevasses longitudinales ont encore pu se remplir de filons de quartz. Cependant, le paquet de roches failleuses montre, par ses ondulations, la trace de pressions latérales. Ce qui est non moins remarquable, c'est que ce paquet de roches montre le clivage général (inclinaison sud = 60°) visible dans le pays.

On ne saurait en conclure que la production du clivage schisteux est antérieur à la production de la faille, ce qui est possible, car on pourrait objecter que le clivage schisteux a très bien pu se développer, dans ce paquet, postérieurement à sa descente dans la faille.

Nous n'avons pas vu dans la région un seul cas indiscutable de faille de refoulement ; la coupe suivante, qui semblerait au premier abord appartenir à cette catégorie, est plus probablement une faille normale avec fort retroussement des lèvres de la faille, retroussement dû à des pressions

Digitized by Google

bilatérales. Ce qui prouve que la faille est normale, c'est l'existence d'un remplissage et le fait que le retroussement au toit de la faille se fait dans le même sens que dans les failles normales.

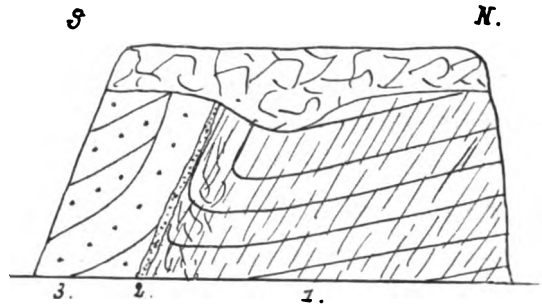


FIG. 11.

1. Grès très quartzeux présentant trois joints de clivage.
2. Argile blanc jaunâtre, 0m03.
3. Grès gris moins quartzeux.

Carrière le long du chemin de Laneuville, au Bois de Wavre, à 400 mètres au nord-est des dernières maisons (pl. de Sainte-Marie, n° 527).

C. — *Clivage schisteux.*

Nos connaissances sur la tectonique de la région seraient fort incomplètes si nous ne parlions pas aussi du clivage schisteux, qui joue un rôle si important dans la région et les environs. Lorsqu'elle sera mieux connue sous ce rapport, cette région sera considérée comme classique pour l'étude du clivage schisteux.

Dans la vaste contrée que recouvrent, en Ardenne, dans la province de Luxembourg et le sud de la province de Liége, les terrains devoniens inférieurs et cambriens, il existe, dans les roches argileuses (phyllades et schistes), toujours plus ou moins marqués, des phénomènes de clivage schisteux.

Ainsi, pour ne parler que de la région qui nous occupe, il y a, dans la contrée comprise entre Laroche, Gouvy, Saint-Hubert et Wardin, une intensité maximum du clivage schisteux. Il y a surtout un joint, incliné d'environ 60° au sud-est-sud, qui est tellement dominant que sur d'énormes étendues,

Digitized by Google

tous les affleurements paraissent avoir une monotone et désespérante uniformité d'allure. Un examen superficiel de la région ferait croire que cette inclinaison est la vraie inclinaison de toutes les roches (1). Lorsque l'on est en présence de terrains essentiellement phylladeux, la connaissance de la vraie allure est impossible. Tel est le cas pour le hundsruckien supérieur, par exemple, dans le vaste bassin de Houffalize. Ce n'est que lorsque les roches passent au quartzophyllade zonaire que l'on peut, par une observation minutieuse des zones de teintes différentes, comme l'avait déjà vu A. Dumont, que l'on peut, dis-je, reconnaître la véritable allure des roches. Lorsque les affleurements présentent des bancs de grès, comme ceux-ci ne sont que peu ou pas affectés par le clivage, la stratification est toujours aisée à reconnaître. Lorsque l'on se rapproche de l'extrémité de la presqu'île gedinienne de Remagne, le clivage schisteux semble diminuer d'intensité, et dans les environs de Libramont, Sainte-Marie, il existe des localités où, sans cause encore discernable, le clivage schisteux est presque entièrement disparu. Cela se remarque surtout dans les points où l'inclinaison des roches est faible. Plus au sud, vers Neufchâteau, Bertrix, Fays-les-Veneurs, le clivage reprend et redevient la règle. Aux environs de Paliseul, cependant, le clivage est encore fort localisé. Dans cette dernière zone, l'inclinaison des joints de clivage est plus faible et n'atteint pas 45°. Au sud de Fays-les-Veneurs et peut-être encore dans d'autres régions, on voit même apparaître un clivage de même valeur d'inclinaison, mais s'enfonçant vers le nord-ouest-nord.

Après avoir vu quelle est la distribution générale du clivage schisteux, il nous reste à revoir quelques détails.

Tout d'abord, il est presque superflu de le dire, le clivage n'existe guère que dans les roches à base d'argile. Les grès et surtout les grès très quartzeux en sont rarement affectés. Quand ce dernier cas se présente, on peut être certain que l'on se trouve dans une région où le phénomène du clivage est très accentué et où il y a généralement plusieurs plans de clivage. Comme nous l'avons déjà dit, alors que dans le nord de la région métamorphique

(1) Nous-même, nous nous y sommes trompé, et dans les premières planchettes que nous avons levées dans la région de Laroche-Houffalize, la plupart des indications que nous avons recueillies sur l'allure des roches seront à revoir.

Digitized by Google

le phénomène est très général, au contraire, dans la zone métamorphique, entre le massif de Serpont et le Grand-Duché et plus au sud, le clivage se présente sporadiquement. Tantôt, au beau milieu de toute une contrée affectée, on trouve quelques affleurements qui en sont complètement indemnes, tantôt c'est le contraire, sans qu'il me soit possible de trouver la raison de semblable fait. Dans ces régions, on constate aussi que l'inclinaison des plans de clivage, fort régulière dans la région où il est général, devient variable dans le cas contraire, et que plusieurs plans différents se rencontrent alors à la fois. Il y a un bel exemple de ce fait dans la petite région qui s'étend entre Jehonville et le nord-ouest de Bertrix. Le clivage y est des mieux marqués au milieu d'une contrée qui en est peu affectée, et là on rencontre de nombreux joints. Il y en a un incliné au nord de 70°, un autre incliné au sud de 60° et même un troisième incliné au sud de 20° à 30°, qui a trompé beaucoup d'explorateurs de la région, car les clivages aussi peu inclinés sont bien rares. Dans cette petite région aussi, même les bancs de grès sont découpés de plans schisteux nombreux.

Dans certains cas, j'ai observé une localisation encore plus prononcée. Dans certains affleurements où les roches décrivent une voûte très surbaissée, le flanc sud de la voûte seul paraît propice à la production du clivage, car on voit celui-ci très prononcé là où les roches inclinent franchement au sud, diminuer petit à petit en se rapprochant du sommet de la voûte, pour disparaître sur le flanc nord de celle-ci. En voici un exemple dans la coupe de la carrière classique Marquet (aujourd'hui carrière Hansez) à Bastogne (planchette de Bastogne, n° 214).

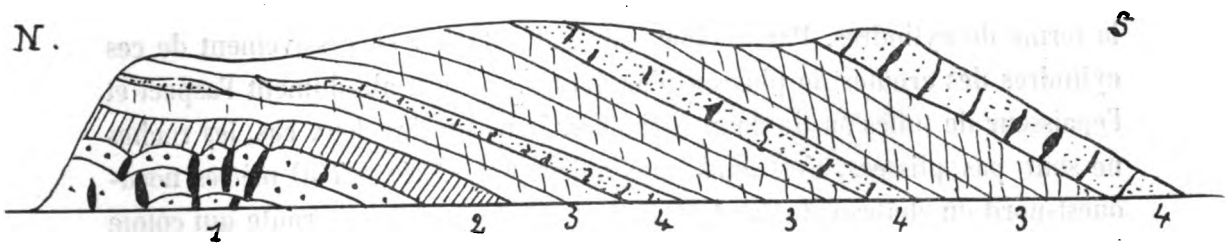


FIG. 12.

1. Banc de grès vert quartzeux très dur traversé de nombreuses crevasses remplies de quartz.
2. Phyllade noir compact ilménitifère à cavités clinoédriques.
3. Quartzophyllade zonaire ilménitifère.
4. Grès stratoïde vert sâle avec filons de quartz.

Digitized by Google

Ce fait, peut-être, peut servir à éclaircir celui de la localisation du clivage dont j'ai parlé plus haut, car j'ai constaté que les endroits où le clivage schisteux était absent présentaient en même temps des roches peu inclinées et exécutant vraisemblablement des ondulations répétées produisant des voûtes étendues.

Le clivage schisteux affecte parfois des allures capricieuses, mais tout à fait rares. En voici quelques exemples. J'ai observé un cas où les joints du clivage étaient nettement ondulés, soit qu'ils se soient produits avec cette allure, soit, ce qui est plus probable, qu'ils aient été plissés après leur formation. Je ne connais qu'un seul exemple de semblable allure, dans un complexe de quartzophyllade zonaire avec bancs de grès gris, dans un talus de la route qui suit le ruisseau de Laval, à Fosset, à 400 mètres sud-est du moulin de Wachirock (pl. de Flamierge, n° 123).

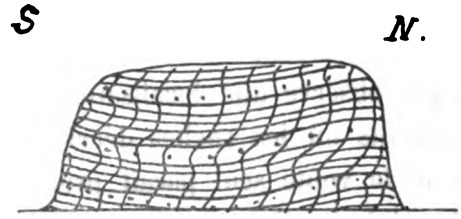


Fig. 13.

Je connais deux cas d'une sorte de clivage cylindroïde encore plus remarquable et encore moins explicable. Des phyllades et des quartzophyllades en bancs d'à peu près 0m50 d'épaisseur ont pris, dans le sens de leur direction, la forme de cylindres. Par le choc, on peut détacher successivement de ces cylindres des croûtes de plus en plus petites, qui ont absolument l'aspect et l'épaisseur de tuiles ou de demi-cylindres. Dans un des deux cas, les roches ne sont pas plissées, c'est dans une ballastière située à 700 mètres nord-ouest-nord du château de Sainte-Ode, le long de la nouvelle route qui côtoie le flanc nord de la vallée du ruisseau de Baseil (pl. d'Amberloup, n° 506). On est là dans le taunusien, tout à fait en dehors de la zone métamorphique. Le second cas, plus curieux, situé en plein dans la zone métamorphique,

Digitized by Google

montre les roches décrivant une belle voûte avec des demi-cylindres en relief, sur le front de taille, comme le montre le dessin suivant :

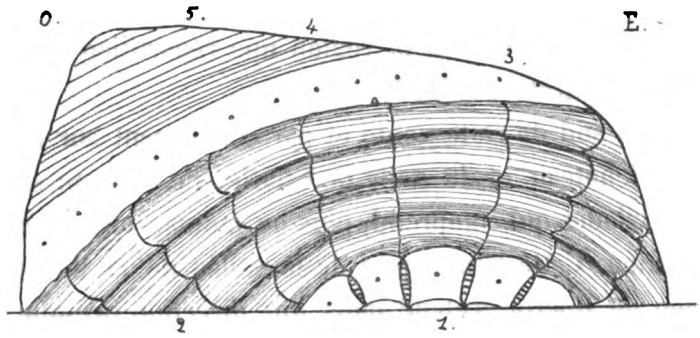


Fig. 14.

1-3. Grès vert quartzeux avec filons de quartz fusiformes.
2-4. Phyllade noir ilménitifère à aspect de cornéite.
5. Quartzophyllade zonaire ilménitifère.

Carrière sur la route de Magerotte à Brul, à l'est et contre la route, à 120 mètres au sud-ouest du pont sur le ruisseau de Brul (pl. de Sibret, n° 1038).

Dans la remarquable région métamorphique de Remagne, on trouve, sur la rive gauche de l'Ourthe, sur le chemin qui monte, au sud, sur l'escarpement en face du moulin de Remagne, des schistes chloriteux et des schistes sériciteux froissés et gaufrés, présentant l'allure indiquée par le dessin ci-dessous, allure qui témoigne de froissements et de pressions intenses, comme on en observe bien rarement ailleurs dans la zone métamorphique.

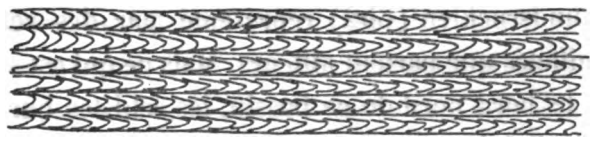


Fig. 15.

(Pl. de Sainte-Marie, n° 444.)

Digitized by Google

D. — *Texture phylladeuse.*

Le développement de la texture phylladeuse, si intimement lié aux phénomènes tectoniques, présente dans la région une répartition intéressante par rapport à la voûte centrale de l'Ardenne.

Sur tout le bord sud de cette voûte et par conséquent sur le rivage nord du bassin de Neufchâteau et du golfe de Charleville, on voit se développer une bande de phyllades qui comprend, plus ou moins, tous les étages géologiques de la région. Cette bande part de la vallée de la Meuse, au sud du massif cambrien de Rocroi, s'étend dans une direction presque exactement est-ouest vers le levant et, arrivée aux environs de Neufchâteau, oblique un peu vers le nord-est. Elle suit donc, comme on le voit, la direction générale des couches dans cette contrée, mais son coude vers le nord-est est moins prononcé que celui des couches. Tous les étages de la région, en pénétrant dans cette bande, prennent plus ou moins le caractère de phyllades, et pour certains d'entre eux, ce caractère est assez prononcé pour les rendre susceptibles de donner des ardoises.

Ainsi en pénétrant dans cette bande, les schistes de Mondrepuits (Gb) passent aux phyllades de Levrezy ; les schistes bigarrés d'Oignies passent aux phyllades de Joigny (Gc) ; les schistes de Saint-Hubert et de Paliseul (Gd) passent aux phyllades de Laforêt ; les schistes de Bastogne, de Sainte-Marie et de Bertrix passent aux phyllades ardoisiers d'Alle (Cb1). Dans son prolongement oriental, la bande se recourbant moins vers le nord-est que les couches, empiète sur des assises plus méridionales, et c'est ainsi qu'elle empiète sur le bassin de Villers-la-Bonne-Eau, où l'on voit, sur le bord nord, le hundsruckien (Cb2) représenté par des schistes beaucoup plus fins, plus feuilletés que partout ailleurs. Mais ce qui est surtout frappant, c'est de voir, sur le bord nord de ce bassin, les schistes burnotiens (Bt), qui partout ailleurs en Belgique sont grossiers et mal feuilletés, acquérir dans cette bande le caractère de schistes finement feuilletés, luisants, constituant en un mot presque de vrais phyllades. Ajoutons aussi que, sur le bord nord de la voûte centrale de l'Ardenne, le taunusien et le gedinien ne présentent

Digitized by Google

absolument rien de semblable à ce que nous venons de décrire, au point de vue de la texture phylladeuse, dans la région de Bastogne, sur le bord sud du bassin de Houffalize. Ce n'est qu'en allant vers l'ouest, que le taunusien, en approchant de la vallée de la Lesse, prend, petit à petit, le facies de phyllades noirs.

CHAPITRE III.

Métamorphisme.

Dans les pages qui précèdent, nous nous sommes attaché à mettre en lumière les caractéristiques géologiques de la région. Nous l'avons fait avec un détail que l'on trouvera probablement excessif. Mais, nous l'avons déjà dit en commençant, en présence de la complexité du problème, nous avons voulu mettre sous les yeux du lecteur le plus grand nombre possible de données du problème afin qu'il puisse se faire de celui-ci une idée aussi complète que le permet l'état des choses. Nous comptons en agir de même dans la description des phénomènes métamorphiques, et nous puiserons largement dans le vaste dossier de faits que nous avons recueilli sur ce pays. Nous ne nous tracerons d'autre limite que celle de ne point fatiguer l'attention du lecteur. Quel que soit le sort réservé aux idées théoriques énoncées dans ce travail, les faits signalés resteront et permettront plus tard, avec les progrès apportés par de nouvelles observations, de remplacer ces théories lorsqu'elles auront fait leur temps.

Lorsqu'on met le pied dans la région métamorphique, l'œil du géologue le moins attentif est immédiatement frappé par l'aspect inusité des roches, par leur couleur anormale, l'abondance des éléments cristallins, l'altérabilité extrême des roches, et l'on reconnaît de suite, avec Dumont et tous ses successeurs, que l'on se trouve en présence de phénomènes métamorphiques remarquables, que nul ne songerait plus à nier.

Un premier examen montre que dans la région, ce métamorphisme affecte, quoique de façons différentes, presque toutes les roches visibles, et que l'on

Digitized by Google

se trouve en présence de ce que M. Gosselet a si judicieusement appelé le métamorphisme général (V, p. 193).

Mais si l'on examine les choses de plus près, on voit d'autres roches, encore plus remarquables et plus extraordinaires, si extraordinaires même par leur mode de gisement, leur couleur et leur structure externe que Dumont, lorsqu'il les vit pour la première fois, leur appliqua les noms de trapp, diorite, etc. (notes de voyages de 1837 à 1842), noms qu'il modifia d'ailleurs ultérieurement, avec raison. A l'inverse de la première, cette nouvelle catégorie de roches métamorphiques ne se rencontre qu'en petits amas, voire même en nodules, qui sont toujours absolument localisés. A la suite de Gosselet (V, p. 193), nous conserverons à cette catégorie le nom de métamorphisme sporadique, et dans le cours de ce travail, nous distinguerons toujours le métamorphisme général et le métamorphisme sporadique.

§ 1. — Métamorphisme général.

Nous serons brefs dans la description des roches affectées par le métamorphisme général, car pour être complète, cette description devrait être faite à la suite d'une étude macroscopique, microscopique et chimique dont je laisserai le soin au spécialiste qui voudra bien entreprendre ce travail. Je me contenterai donc de donner ici une description macroscopique des roches, suffisante pour que l'on puisse saisir ce que je dirai plus loin. Les belles descriptions de A. Dumont, A. Renard et J. Gosselet permettront d'ailleurs, provisoirement, d'en savoir davantage pour celui que la chose tenterait.

Le métamorphisme général a affecté les roches de la région, chimiquement, physiquement et minéralogiquement.

Au point de vue chimique, il n'y a rien de spécial ni de nouveau à dire, tant qu'une étude chimique soigneuse des roches que j'ai recueillies n'aura pas été faite. Seule cette étude pourra déterminer quelles sont les modifications amenées par le métamorphisme dans les roches, au point de vue de leur composition, quels sont les éléments nouveaux apportés, quelles sont les combinaisons nouvelles provoquées. L'analyse des roches métamorphiques

Digitized by Google

et de leurs correspondants non modifiés permettra de trancher ces questions (1).

Tout ce que je puis dire, c'est que le métamorphisme a déterminé dans ces roches des changements tels, que celles-ci sont devenues beaucoup plus sensibles aux influences météoriques que les roches non transformées.

C'est un fait qui ne saurait manquer de frapper ceux qui parcourent l'Ardenne. A part quelques rares bancs de quartzite, toutes les autres roches, et le fait est surtout frappant, par comparaison, pour les grès, toutes les autres roches, dis-je, sont extraordinairement altérables. Jusqu'à une grande profondeur, les roches dures se transforment en roches meubles décomposées et amènent ainsi l'absence presque totale d'affleurements naturels et de rochers dans la zone métamorphique. De là aussi provient l'épaisseur de la couche meuble arable et la fertilité plus grande et bien connue de cette partie de l'Ardenne, comme aussi la détérioration et la disparition rapide des affleurements artificiels.

Un très petit nombre d'années d'exposition à l'air, au rude climat de l'Ardenne, suffit pour faire disparaître complètement, sous une couche de terrain meuble, les roches visibles dans les tranchées, ou les carrières abandonnées.

Au point de vue physique, il n'y a pas grand'chose à dire. Il ne semble pas que le métamorphisme général ait beaucoup modifié la dureté, la compacité des roches. D'une façon générale, on peut seulement dire que les roches métamorphiques sont moins dures, mais plus massives et plus compactes que leurs congénères, et pour le reste il nous suffit de renvoyer à ce que nous avons dit du clivage schisteux et des diaclases.

Au point de vue minéralogique, par contre, les roches de la région ont été

---

(1) Lorsque l'on fera l'étude chimique des roches métamorphiques, il sera intéressant de rechercher quelle pourrait être l'origine de la chaux (CaO) que l'on trouve en quantité notable (au delà de 10 °/₀) dans les deux principaux minéraux, le grenat et l'amphibole des nodules sporadiques. Il en sera de même pour l'origine des alcalis dont l'analyse de la roche de Bourcy dévoile des proportions si anormales (voir p. 33).

La chose présente d'autant plus d'intérêt que le taunusien normal de la région, surtout dans ses grès, est presque dépourvu de tout calcaire et que la présence de certains alcalis, tels que la magnésie, y est tout au moins encore inconnue.

Digitized by Google

affectées d'une façon remarquable. Le métamorphisme a déterminé la production, dans ces roches, de nombreux et beaux minéraux cristallisés qui leur donnent un caractère absolument à part. Dans toutes, on constate que les nouveaux minéraux sont orientés en tous sens, quelle que soit la forme des cristaux, et l'on observe que la dimension de ces cristaux varie dans de très grandes limites, parfois en des endroits très rapprochés.

Nous allons énumérer maintenant les minéraux dus au métamorphisme général et les roches spéciales qu'ils constituent. Seuls les minéraux dont nous nous occuperons sont ceux qui sont discernables à l'œil nu et qui se présentent en quantité assez notable pour donner naissance à des types particuliers de roches. Nous laisserons pour l'étude pétrographique tous les autres.

Ilménite et roches ilménitifères.

C'est à M. Renard que l'on doit la détermination d'un minéral extrêmement répandu dans la zone métamorphique et qui avait été confondu par Dumont avec l'ottrélite, dont il est d'ailleurs impossible à séparer à l'œil nu. On doit aux deux auteurs précédents de bonnes descriptions de ce minéral auxquelles je n'ai rien à ajouter. Je me contenterai seulement d'insister sur le moyen, déjà signalé par Dumont, de reconnaître la présence de ce minéral dans les roches où il se trouve souvent en cristaux si petits que leur présence ne se manifeste pas de prime abord. Ce moyen, c'est d'exposer la roche que l'on étudie aux rayons du soleil en faisant varier rapidement l'angle d'incidence des rayons lumineux. Dans ces conditions, les roches ilménitifères présentent un scintillement extrêmement vif, dû aux facettes brillantes de l'ilménite, orientées en tous sens. Ce scintillement est plus vif pour l'ilménite que pour la biotite, et surtout que pour l'ottrélite, les deux minéraux avec lesquels on confond très facilement l'ilménite. Inutile de dire que cette distinction fort délicate ne peut être faite, avec certitude, que par l'étude de plaques minces. J'ai constaté, comme Dumont, que les paillettes d'ilménite les plus grandes se trouvent à Tillet, où elles atteignent presque un millimètre de côté. J'ai trouvé un autre gisement de ces grandes ilménites à Grand-Rosière.

Digitized by Google

On trouve l'ilménite dans les roches suivantes :

PHYLLADE ILMÉNITIFÈRE. Le phyllade est par excellence la roche à ilménite. On en trouve dans les phyllades noirs luisants feuilletés, parfois avec empreintes végétales frustes (*Haliserites Dechenanus*), parfois même dans les phyllades ardoisiers du taunusien supérieur (phyllades d'Alle). Mais la roche qui en contient le plus est le phyllade métamorphique compact un peu siliceux. Les grandes ilménites dont nous avons parlé tout à l'heure se trouvent dans un phyllade noir feuilleté.

Par altération, le phyllade ilménitifère passe à une argile douce au toucher, d'une teinte noir cendré. Une analyse qui a été faite d'une de ces argiles a montré la composition remarquable suivante :

L'argile séchée à l'air renferme pour mille :

	Eau	44.47
	Matière organique et volatile	27.25
Soluble dans l'eau	Potasse	0.01
	Soude	3.59
	Chlore	6.93
Soluble dans l'acide chlorhydrique	Chaux	3.19
	Magnésie	17.79
	Potasse	0.43
	Soude	6.85
	Acide phosphorique	1.32
	Acide silicique	0.72
	Acide sulfurique	Traces.

Cf. A. PETERMANN, *Recherches de chimie et de physiologie appliquées à l'agriculture*, t. III, p. 401. Bruxelles, O. Mayolez, 1898. In-8°, 428 pages.

L'échantillon analysé provient de la tranchée du chemin de fer à 400 mètres au sud de la gare de Bourcy, près du pont.

QUARTZOPHYLLADE ILMÉNITIFÈRE. On trouve encore abondamment de l'ilménite dans les quartzophyllades zonaires, et l'on y remarque que l'ilménite est beaucoup plus abondante dans les strates phylladeuses que dans les strates quartzeuses.

Digitized by Google

Grès ilménitifère. L'ilménite n'est pas abondante dans les grès, et l'on ne l'observe que dans les grès argileux ou stratoïdes. Elle fait tout à fait défaut dans les grès blancs purs du type du grès d'Anor, dans les grès feldspathiques et dans les arkoses.

Biotite et roches biotitifères.

C'est à M. Gosselet que nous devons la connaissance de la présence de la biotite dans les roches de la région, où elle avait été confondue avec l'ottrélite. La biotite se trouve également en très grande abondance dans la région et ses cristaux ont à peu près la même dimension que ceux de l'ilménite. La distinction macroscopique de ces deux minéraux, dont la dimension n'est presque toujours qu'une fraction de millimètre, est presque impossible. Elle ne repose que sur l'appréciation de nuances ou d'éclats presque semblables. Aussi l'étude microscopique seule permet de faire la distinction, et c'est par le microscope que l'on saura si ces deux minéraux ne sont pas parfois mélangés, surtout dans la zone où viennent en contact les deux types régionaux, ilménitifères et biotitifères. Dans les cas assez rares où la biotite atteint presque un millimètre de largeur, les parties de roches exposées à l'air montrent la biotite avec des reflets mordorés qui permettent de la distinguer aisément de l'ilménite, qui reste noir brillant dans ces conditions, mais l'ottrélite présente aussi dans certains cas ces reflets.

Phyllade biotitifère. C'est la roche qui renferme le plus abondamment ce minéral. On le rencontre surtout dans les phyllades de couleur gris verdâtre ou verdâtre, jamais dans les phyllades noirs luisants.

Quartzophyllade et grès biotitifère. Ce que nous avons dit plus haut pour l'ilménite s'applique aussi pour la biotite, avec cette restriction que la biotite est plus abondante dans les roches siliceuses que l'ilménite.

Muscovite et roches muscovitifères.

On sait qu'il existe normalement dans les roches et parfois en très grande abondance des lamelles de mica blanc, dont la nature sédimentaire ne fait

Digitized by Google

de doute pour personne. Dans les roches argileuses et siliceuses de la région que nous étudions, ce minéral existe aussi très fréquent et dans bien des cas son mode de gisement ne permet pas de le considérer comme ayant une autre origine que les grains de sable ou d'argile qui l'entourent. Mais il y a pas mal d'autres cas où l'on ne saurait s'empêcher de le considérer comme un produit du métamorphisme. Ainsi on le rencontre en cristaux lamellaires disséminés et orientés en tous sens dans la roche, tandis que rarement le mica sédimentaire se trouve autrement que disposé à plat, parallèlement à la stratification. On le rencontre aussi accumulé par minces lits parallèles à la stratification, mais représenté par des lamelles considérables ployées ou déchiquetées, et bien différentes comme aspect des petites paillettes sédimentaires.

D'ailleurs, ce minéral, que nous n'avons pas déterminé avec précision, semble, par ses caractères extérieurs, appartenir à des espèces du sous-genre muscovite, telles que la damourite, ou même au sous-genre margarite que l'on ne retrouve guère comme produits sédimentaires. Les lamelles en question ont une teinte blanc opaque et un éclat nacré des plus vifs.

Nous avons surtout observé deux types de roches muscovitifères dont l'apparence métamorphique nous a frappé. Ce sont :

Le quartzophyllade muscovitifère. Cette roche est d'un gris cendré tout à fait particulier avec des lits minces bondés de grandes lamelles nacrées, disposées à plat sur les strates schisteuses du quartzophyllade zonaire. Dans les strates gréseuses, le même minéral est disséminé en lamelles plus petites.

Le grès muscovitifère. C'est une roche de couleur souvent vert jaunâtre clair. On y trouve le même minéral disséminé ou accumulé par lits.

Bastonite et roches bastonitifères.

Contrairement aux trois minéraux précédents, la bastonite est surtout le produit du métamorphisme des roches siliceuses. Cependant on ne la rencontre pas dans les quartzites et les grès blancs purs ou arkosiques. Elle existe surtout dans les grès un peu argileux et spécialement dans les grès

Digitized by Google

finement stratoïdes. J'ai constaté que la bastonite présente des caractères extérieurs différents, suivant qu'on l'observe dans l'un ou l'autre des facies lithologiques que M. Gosselet a signalés dans la région. Ainsi dans les roches du type de Bastogne, la bastonite est brunâtre foncé, tandis que dans les phyllades de Sainte-Marie ou dans ceux de Bertrix, la bastonite est verdâtre ou jaunâtre, parfois bien difficile à distinguer de la chlorite.

Phyllade bastonitifère. C'est une roche extrêmement rare, que je n'ai rencontrée qu'en un seul endroit, sur le chemin de Sainte-Marie à Sévis-court, à environ 400 mètres au nord-ouest de Renaumont (pl. Sainte-Marie, n° 472). Dans une tranchée du chemin, on voit du schiste gris avec des amas ou lentilles de bastonite à éclat mordoré.

Grès bastonitifère. Le grès bastonitifère est une roche très abondante dans la région, surtout dans les endroits les plus métamorphiques. Ce sont généralement des grès un peu grenus, grisâtres ou verdâtres à l'état frais, se désagrégeant facilement en une arène gris verdâtre. Je connais deux variétés de cette roche.

a) *Grès bastonitifère stratoïde.* Ce n'est vraisemblablement pas autre chose qu'un grès stratoïde ordinaire, dont les fines strates phylladeuses ont été en quelque sorte épigénisées et transformées en bastonite qui tranche sur la masse gréseuse plus pâle. Comme dans les grès ordinaires, ces strates de bastonite sont tantôt parallèles, tantôt diagonales comme dans les grès à stratification entre-croisée.

b) *Grès bastonitifère tacheté.* Ce sont des grès peut-être un peu plus grenus que les précédents, un peu plus foncés parce que la bastonite y forme de très nombreuses taches, rarement atteignant 1 ou 2 millimètres de diamètre et constituées d'un amas d'écailles de bastonite.

Clinoèdres et roches clinoédriques.

Depuis Dumont, on connait l'existence, dans la région, de roches présentant des cavités de 1 ou 2 millimètres de longueur et de forme clinoédrique. Dumont les a considérées comme provenant de la disparition d'un minéral clinoédrique inconnu, et, depuis lors, on peut dire que la question

Digitized by Google

n'a pas fait un pas. Ces cavités sont le plus souvent complètement vides ou parfois ne présentent qu'un enduit insignifiant jaune verdâtre, terreux, tapissant les faces de la cavité qui sont généralement parfaitement planes ou légèrement courbées. Dans l'hypothèse de la disparition d'un minéral, ces circonstances sont bien peu explicables, d'autant plus qu'une disparition suppose une dissolution, conséquence d'une altération; et les roches clinoédriques n'ont nullement l'aspect altéré, bien au contraire. Au point de vue de la nature du minéral disparu, je puis citer les deux faits suivants : Dans des nodules métamorphiques ottrélitifères que nous décrirons plus loin (p. 64), nous avons constaté que la disparition de lamelles clinoédriques d'ottrélite laissait dans la roche des cavités ayant mêmes dimensions, même forme et même aspect des parois que les cavités en question. Enfin, dans un seul endroit, nous avons constaté la présence, dans un phyllade noir feuilleté, de cavités clinoédriques typiques et à côté des lamelles d'un minéral noir brillant, de dimensions identiques et dont l'étude pourra peut-être jeter quelque lumière dans cette question. Nous avons fait cette observation sur la route de Bastogne à Wardin, à l'endroit où cette route, en sortant du hameau de Mont, vers l'est, monte le flanc du vallon où se trouve ce hameau (pl. de Bastogne, n° 221.)

Les roches clinoédriques ne sont jamais des grès, ce sont toujours des phyllades ou des quartzophyllades. On en trouve dans les phyllades noirs luisants, feuilletés, dans les quartzophyllades zonaires et surtout dans les phyllades compacts ou cornéens, dont nous parlerons tantôt. Presque toujours aussi, les roches qui les contiennent sont noires, foncées ou verdâtre foncé. Exceptionnellement, nous avons trouvé des clinoèdres dans des schistes vert clair, dans une petite région isolée au nord-est de Jehonville, notamment dans une carrière sur la route de Jehonville à Ochamps, à 1,280 mètres au nord-est de l'église (pl. Bertrix, n° 300).

Les cinq types de roches que nous venons de décrire sont par excellence les roches du métamorphisme étendu et général. On les retrouve en effet dans toute l'étendue de la zone métamorphique de Bastogne. Nous allons maintenant décrire d'autres types déjà beaucoup plus localisés, quoique s'observant encore dans plusieurs régions.

Digitized by Google

Ottrélite et roches ottrélitifères.

L'ottrélite est un minéral caractéristique du métamorphisme de certaines régions de l'Ardenne, même en dehors de la zone de Bastogne, comme l'ont montré Dumont et Gosselet. Mais c'est dans la zone de Bastogne, sur le pourtour du massif de Serpont, qu'elle présente ses caractères les plus remarquables. L'excellente étude consacrée à l'ottrélite par MM. de La Vallée Poussin et Renard (XXIII) nous dispense de décrire les caractères extérieurs du minéral. Nous croyons cependant utile de dire qu'il y aura lieu ultérieurement de reprendre à nouveau cette étude pour la compléter, car depuis l'époque déjà lointaine où elle a été publiée, un grand nombre de nouveaux gisements de ce minéral ont été reconnus, dans lesquels il paraît se rencontrer sous des aspects assez variés. Il y aura notamment lieu de rectifier l'affirmation contenue dans ce travail que l'ottrélite ne se présente jamais qu'en lamelles arrondies sans contours polygonaux. Nous avons très fréquemment observé de beaux échantillons où ce minéral se montrait, au contraire, avec des limites nettes et rectilignes et des formes qu'il serait intéressant de soumettre à un examen cristallographique.

L'ottrélite se rencontre dans la région, dans des roches très différentes de composition et d'aspect, et elle s'y trouve elle-même en échantillons fort variables de dimension et de caractères. Nous citerons les principales variétés de roches suivantes :

1° *Roche à grandes ottrélites de Séviscourt.* Cette roche, que l'on n'a pas encore trouvée en place, mais seulement en fragments dans des prairies, est de couleur vert assez foncé, schisto-quartzeuse et un peu feuilletée sur la tranche. Elle renferme l'ottrélite en grands cristaux formés de lamelles ondulées ou ployées, à contours indécis pouvant atteindre jusque 0^m01 de diamètre et de couleur noir verdâtre foncé brillant;

2° *Roche à ottrélites moyennes de Serpont et de Séviscourt.* La roche que l'on exploite dans la carrière du bois de Séviscourt et celle que l'on rencontre en fragments autour du moulin de Serpont est blanchâtre, feuilletée, tendre, d'un aspect fibreux sur la tranche. La surface des feuillets est d'un

Digitized by Google

éclat nacré et soyeux, dû vraisemblablement à la présence de la séricite. L'ottrélite s'y trouve en cristaux nets et bien plans, pouvant atteindre jusque 0ᵐ002 ou 0ᵐ003 de diamètre, à contour maintes fois très net, parallélogrammique ou polygonal. Cette ottrélite d'un éclat vif et noir est orientée en tous sens, en cristaux très nombreux ;

3° *Roche à petites ottrélites.* Entre Séviscourt et Bougnimont s'étend une bande de roches semblables à la précédente, mais où l'ottrélite se trouve en petits cristaux lamellaires dont la présence se manifeste à l'œil nu par leur éclat, mais dont la dimension n'est qu'une fraction de millimètre;

4° *Roches ottrélitifères de Remagne.* Dans la vallée de l'Ourthe, à Remagne, il y a des roches ottrélitifères spéciales qui présentent trois variétés.

Une première variété, au moulin de Remagne, est très schisteuse, mal feuilletée, de couleur grisâtre ou jaune verdâtre, ressemblant à la roche à ottrélites moyennes de Séviscourt, mais très peu sériciteuse et n'ayant pas l'aspect fibreux. L'ottrélite en belles lamelles grises brillantes, en cristaux pressés les uns contre les autres et parfois très nets, est orientée en tous sens et a la même dimension que dans la variété de Séviscourt dont nous venons de parler.

Une autre variété est constituée par une roche gris noirâtre très feuilletée, très fibreuse et où l'ottrélite est en petits cristaux noir vif, toujours fort allongés.

Une troisième variété est un schiste quartzeux dur et vert, où l'ottrélite, en cristaux de dimensions moyennes, est de couleur verdâtre mal définie, à surface moins plane et moins nette. On la trouve au Sud du moulin de Remagne, à la Chapelle Notre-Dame de Lorette, à Freux, etc.

Aimant et roches aimantifères.

Contrairement à l'ottrélite, l'aimant ne se trouve guère que dans la même roche. Celle-ci est constituée par un schiste dont la teinte est toujours verte avec des nuances différentes; mais cette association de l'aimant avec des

Digitized by Google

roches vertes, association qui ne se remarque pas seulement dans la zone de Bastogne, est un fait intéressant à noter. La roche qui renferme les aimants n'est pas à proprement parler un phyllade, c'est plutôt un schiste assez tendre et assez mal feuilleté. C'est aux environs de la gare de Paliseul que l'on observe les cristaux les plus nets et les plus volumineux, pouvant atteindre 0m0015 de longueur. On en trouve aussi un peu moins grands au moulin de Remagne et à Freux-Ménil.

M. Gosselet a observé des roches aimantifères à Michamps que je n'ai pu retrouver, à cause de l'état des lieux. Il est vraisemblable que l'aimant en cristaux microscopiques existe dans un grand nombre de roches de la région. Comme M. Gosselet, nous pensons que dans bien des cas l'aimant n'est pas un minéral métamorphique, mais il serait bien difficile, si pas impossible, de séparer les roches aimantifères métamorphiques de celles qui ne le sont pas. Cette distinction, en tous cas, ne pourrait guère se faire que par l'étude pétrographique.

Quarts et roches quartsifères.

Ce que nous venons de dire de l'aimant est encore plus vrai pour le quartz. Dans presque toutes les roches de la région, il y a du quartz clastique qu'il est bien souvent difficile de distinguer du quartz métamorphique. Néanmoins, il est des roches à aspect si particulier que, même sans le secours du microscope, on peut affirmer qu'elles renferment du quartz de seconde formation ou du quartz recristallisé. Ce sont ces roches que nous allons signaler.

1° *Grès saccharoïde.* Je donne ce nom à un grès à grain fin qui présente une texture saccharoïde très manifeste. Ce grès est compact, très tenace, dégageant au choc du marteau l'odeur de pierre à fusil caractéristique des roches fortement siliceuses. Ce grès, de couleur claire, présente des teintes blanches, rosées, crême ou grisâtre et souvent montre de larges bandes de colorations différentes. On y observe fréquemment un minéral doué d'une teinte vert clair rappelant la teinte de la malachite. Ce minéral parait malheureusement fort altéré et terreux, ce qui rend sa détermination bien difficile.

Digitized by Google

2° *Quartzite gras.* Dans les régions les plus métamorphiques, on rencontre une roche assez localisée, d'un éclat vitreux et gras tout à fait particulier. Cette roche, d'une ténacité excessive, a une cassure conchoïdale et des bords très tranchants. Sa teinte est toujours foncée, noir brun ou noir verdâtre.

3° *Phyllade cornéen.* Cette roche fort fréquente, surtout dans le facies des roches ilménitifères de Bastogne et dans le gedinien, est plus rare dans le facies de Bertrix et encore plus rare dans celui de Sainte-Marie. Il établit un passage avec la cornéite (1), dont nous parlerons plus loin. C'est un phyllade compact non feuilleté, à cassure conchoïdale, tenace, et dont la teinte varie suivant les facies où on l'observe.

Séricite et roches sériciteuses.

La séricite microscopique est abondante dans les roches de la région, mais elle est particulièrement abondante et visible dans la région de Remagne-Séviscourt. Elle constitue là des roches d'un aspect tout à fait particulier, parmi lesquelles se trouvent les roches qui ont, extérieurement, l'aspect le plus métamorphique de toute la zone et qui rappellent certaines roches métamorphiques du Taunus. Nous signalerons particulièrement les roches suivantes, qui passent de l'une à l'autre par gradation insensible :

1° *Schiste sériciteux.* C'est la roche que nous avons déjà citée plus haut à propos de l'ottrélite, car c'est elle qui renferme fréquemment ce minéral. Cette roche à joints clairs, nacrés, soyeux, fibreuse sur la tranche, tantôt ne renferme que très peu de quartz et est alors fort tendre, tantôt en renferme une proportion de plus en plus grande sous forme de petits grains presque microscopiques.

2° *Séricitoschiste.* Lorsque dans la roche précédente les grains de quartz deviennent gros, on a une roche ressemblant absolument au séricitoschiste

(1) La différence la plus importante entre la cornéite et le phyllade cornéen consiste dans l'absence de biotite dans le phyllade cornéen.

Digitized by Google

archéen. C'est une roche d'un beau vert clair, feuilletée, où l'on voit des grains de quartz un peu verdâtre pouvant atteindre 1 à 2 millimètres d'épaisseur, aplatis, lenticulaires allongés dans le sens de la schistosité, et séparés les uns des autres par de minces lits de séricite.

Cette structure est surtout visible en plaques minces au microscope, où l'on voit les lentilles de quartz entourées de fibres vert clair de séricite allongées dans le sens de la schistosité. Les joints de cette roche présentent un bel éclat nacré vert clair. Sur le flanc nord de la colline de Hazelette, entre Moircy et Remagne, j'ai rencontré de gros blocs d'une roche remarquable, qui établit une transition entre les deux types de roche du 1° et du 3°. C'est une roche feuilletée renfermant quelques grains de quartz aplatis, lenticulaires, plongés dans une masse schisteuse, sériciteuse, au milieu de laquelle on distingue des noyaux très minces mais pouvant atteindre 0^m03 de diamètre d'une roche encore plus sériciteuse, plus nacrée, plus blanche que celle qui l'enveloppe. Le tout constitue un ensemble luisant, nacré et d'un aspect hautement métamorphique.

3° *Arkose sériciteuse de Remagne.* Déjà depuis longtemps, Dumont et Gosselet (XX) ont appelé l'attention sur cette roche remarquable. C'est une roche feuilletée, d'un aspect gneissique, formée de grains lenticulaires de quartz et de feldspath, enveloppés dans une pâte feuilletée sériciteuse, présentant au plus haut point un aspect cristallin et nacré sur les joints. Parfois la roche est à grain fin et mérite le nom de microarkose. En lame mince, la roche montre de gros cristaux aplatis, comme étirés, de quartz ou de feldspath. Dans ce dernier, on observe en lumière polarisée une disposition zonaire qui est, comme on le sait, un indice de fortes pressions. Ces grains sont tous enveloppés dans des nappes de séricite fibreuse vert pâle qui corrode en quelque sorte les grains volumineux. La roche ressemble à s'y méprendre à certains porphyres quartzifères altérés par dynamométamorphisme, comme l'a montré M. Gosselet. De fait, A. Renard a étiqueté du nom de porphyroïde les échantillons de cette roche qu'il a recueillis et qui figurent dans les collections de l'Université de Gand.

4° *Arkose sériciteuse de Freux.* Cette roche, que je considère comme

Digitized by Google

l'équivalent de l'arkose de Bras à laquelle elle ressemble d'ailleurs énormément, se compose de lits de gros grains de quartz clastiques entre lesquels on rencontre de très fins lits ou parfois des couches assez pures, plus épaisses, d'une substance très douce au toucher, nacrée, pailletée. L'altération météorique de cette roche, qui fait qu'on l'exploite souvent comme sable, empêche de déterminer avec certitude les minéraux qui composent ces couches. La roche en question, appelée hyalitine par Dumont, a un aspect fortement cristallin et métamorphique au premier abord, mais je pense que, en réalité, elle l'est moins que les trois types précédents. Son aspect cristallin et métamorphique est surtout dû à l'abondance de beaux grains de quartz et de tourmaline, mais qui sont certainement d'origine clastique.

Phyllite et roches phylliteuses.

Il existe dans la région de Remagne-Séviscourt des roches auxquelles on reconnaît un caractère particulier, vraisemblablement dû à l'abondance anormale de la phyllite, minéral si fréquent dans les phyllades de l'Ardenne. Nous distinguerons spécialement :

1° *Le Phyllade luisant.* A Remagne, à Freux, à Moircy, à Séviscourt, on trouve du phyllade finement feuilleté, à joints luisants et présentant généralement une fine striation. Ce phyllade est tantôt noirâtre, verdâtre, foncé, parfois bigarré de violacé.

2° *Phyllade tacheté.* Au moulin de Remagne, on observe une roche des plus importantes au point de vue des théories sur l'origine du métamorphisme, je veux parler des phyllades tachetés. Ce sont des phyllades luisants, de couleur vert clair, où l'on voit de nombreuses taches de grandes dimensions, d'une teinte vert foncé et plus cristallines que la pâte.

Chlorite et roches chloritifères.

La chlorite se trouve en abondance dans toutes les roches vertes de la région, et elle constitue leur pigment comme celui de toutes les roches vertes

Digitized by Google

de l'Ardenne; il n'y a rien de spécial à en dire ici. Mais il y a certaines roches où la chlorite me semble due au métamorphisme. Tel est le cas pour un grès chloritifère que l'on trouve assez fréquemment. C'est un grès grenu avec des lamelles bien visibles, orientées en tous sens et éparpillées dans toute la roche, d'un minéral lamellaire tendre. Je le rapporte à la chlorite à cause de sa couleur verte un peu nacrée, de l'extrême facilité de son clivage et du manque absolu d'élasticité des lamelles de clivage. Ce pourrait être aussi de la Bastonite.

Amphibole et roches amphibolifères.

Dans les écrits de Dumont sur la région, il est fréquemment parlé de grès actinotifères. A. Renard a confirmé la présence de l'actinote dans ces roches, tout en émettant certains doutes basés sur la composition chimique particulière de ce minéral. Pour plus de sûreté et jusqu'à nouvel ordre, il sera prudent de leur réserver le nom de grès amphibolifères. C'est une roche assez localisée, que l'on rencontre dans les points les plus métamorphiques. C'est un grès gris cristallin, assez grenu, avec de petits amas pouvant atteindre 0^m001 à 0^m002, d'un minéral vert foncé dur et fibreux.

Feldspath et roches feldspathiques.

Le feldspath clastique est fort abondant dans la région, mais il existe à Remagne, à la chapelle de Lorette, une roche remarquable à laquelle je donne le nom de quartzite porphyrique. C'est un quartzite verdâtre ou bleuâtre très dur, qui renferme des grains assez volumineux, paraissant anguleux, de couleur chair, de feldspath. On voit très bien que cette roche est un facies latéral de l'arkose de Remagne, car dans certains bancs on voit la roche englober des feuillets de schiste sériciteux, des grains de quartz arrondis, et passer alors insensiblement à de l'arkose. On y trouve beaucoup d'enduits de malachite.

M. Gosselet a décrit sous le nom de schistes porphyriques, une roche qui,

Digitized by Google

d'après la coupe qu'il donne (VIII, p. 782), constituerait une couche un peu inférieure à celle de l'arkose de Remagne. L'état des lieux est peu satisfaisant, mais il me semble évident qu'il y a là un pli et que ces schistes porphyriques pourraient n'être que le prolongement sur l'autre flanc du pli, de l'arkose de Remagne. Quoi qu'il en soit, la ressemblance des deux roches est très grande et elles ne me paraissent former que des variétés d'un même type de roche feldspathique qui, dans la région se montrerait assez polymorphe. Nous ne les séparerons donc pas dans les descriptions.

Grenat et roches grenatifères.

M. Gosselet a signalé l'existence, au moulin de Remagne, d'un banc de schiste grenatifère. Comme le gisement de cette roche n'est plus visible aujourd'hui et que dans les échantillons que je possède le grenat ne se trouve qu'en cristaux microscopiques dans du phyllade luisant, je n'en parle ici que pour mémoire. Le grenat paraît aussi exister sous forme de petits grains ronds, pâles, dans un schiste sériciteux, avec enduits de malachite que l'on observe à la carrière de la chapelle de Lorette à Remagne. Dans cet état, la roche ressemble à s'y méprendre à la roche à grenat spessartite de la recherche de cuivre de Salm-Château.

Il y aurait encore lieu de signaler les roches dans lesquelles on rencontre les minéraux métamorphiques tels que la sagénite, la zoïzite, le zircon, le graphite, etc. Mais, ou bien ces minéraux sont absolument microscopiques et alors doivent être réservés pour l'étude pétrographique, ou bien, comme le graphite, sont dus à un métamorphisme plus général, qui a affecté toute l'Ardenne et dont nous n'avons pas à nous occuper ici.

§ 2. — Métamorphisme sporadique.

C'est surtout au métamorphisme sporadique que l'on doit la présence, dans la région, de roches aux caractères extérieurs si remarquables qu'elles ont attiré l'attention de tous les géologues qui ont parcouru le pays.

Digitized by Google

Ces roches se différencient de celles du métamorphisme général par ce fait qu'elles sont extrêmement localisées, comme nous le montrerons plus loin. De plus, leurs caractères extérieurs sont encore plus remarquables.

Lorsque l'on observe ces roches, on est de suite frappé par les caractères fort différents qu'elles présentent. Un examen plus attentif montre que les types les plus tranchés peuvent passer de l'un à l'autre par transition graduelle, mais cela n'empêche qu'il ne soit utile de distinguer parmi ces roches, différents types principaux. La chose présente d'autant plus d'intérêt que l'on voit les différences tenir souvent à des causes régionales. Nous allons décrire les principaux types que nous avons reconnus, avec la réserve que nous venons de faire et avec cette réserve non moins importante, que la description purement macroscopique de ces types est tout à fait provisoire et subordonnée à une étude pétrographique ultérieure. Nous ne donnons ces descriptions que pour l'intelligence de notre travail. En attendant l'étude pétrographique de ces types, on peut s'en référer, pour plus de détails, à ceux qui ont été décrits par Gosselet et Renard.

Type 1. — *Grès noir, grenatifère ou amphibolique.* Ce type, un des plus répandus et des plus caractéristiques, est représenté par un grès noir à grain presque imperceptible, dur, tenace et dense, de couleur noire plus ou moins foncée. Sa cassure est subconchoïdale. Il en existe trois variétés peu tranchées. L'une ne renferme que des grenats en cristaux rhombododécaédriques, le plus souvent très nets et parfois pressés les uns contre les autres. Une autre variété, beaucoup plus rare, ne renferme que des cristaux très fibreux et très déchiquetés d'amphibole vert foncé ou noir brillant. Une troisième variété renferme les deux minéraux en mélange. Quoique Dumont la considérât comme très rare, elle est, en réalité, plus fréquente que les deux autres.

Type 2. — *Quartzite amphibolifère.* Cette roche est formée de quartzite, le plus souvent, quand elle est fraîche bien entendu, d'un éclat gras et remplie de houppes ou de gerbes d'amphibole très fibreuse. Cette roche possède deux variétés. La première est vert foncé et assez homogène, et elle se rapproche du type précédent. La seconde, plus intéressante, a une struc-

Digitized by Google

ture à très gros grains. Lorsque la roche est très fraîche, elle est d'un vert foncé avec des taches blanchâtres vitreuses. Le grain, dans ce cas, n'est pas fort perceptible, mais par altération la roche s'effrite aisément, prend une teinte gris verdâtre ou gris cendré, et les grains s'isolent, de la dimension d'un pois fréquemment et à surface légèrement polygonale, donnant à la roche un vague aspect porphyrique.

Lorsque la roche n'est qu'un peu altérée, on voit que l'intérieur du grain est quartzeux et que l'amphibole, très fibreuse et soyeuse, enveloppe parfois complètement le grain. Le grenat est exceptionnel dans ce type.

Type 3. — *Quartzitine.* Je donne provisoirement ce nom à une roche remarquable, fort fréquente, qui se caractérise par son éclat extrêmement gras et vitreux, sa cassure conchoïde et esquilleuse, sa ténacité. On y observe à la loupe des particules plus foncées et des plages plus claires. On n'observe à la loupe aucun minerai étranger dans cette roche. Lorsqu'on y rencontre de l'amphibole, c'est toujours en quantité, et elle rentre alors dans le type précédent. La teinte de la roche est foncée, noir, noir brun ou noir verdâtre.

Quelques-unes des roches que je rapporte à ce type ne sont pas autre chose que des variétés du type n° 2, dont l'amphibole n'est pas visible, même à la loupe, mais qui y existe cependant, comme j'ai pu m'en assurer par l'étude de plaques minces. Quand même toutes les roches de ce type seraient dans le même cas, encore est-il que leur aspect macroscopique justifierait leur distinction, tout au moins jusqu'au moment où la question sera tranchée par l'étude pétrographique détaillée.

Type 4. — *Cornéite.* C'est M. Gosselet qui, le premier, a attiré l'attention sur cette roche remarquable, et qui dans plusieurs de ses écrits en a donné les caractères, ce qui nous permettra d'être très bref. La roche, extérieurement, est très compacte, à cassure conchoïde ou subconchoïde, très tenace, à grain peu ou pas perceptible. A la loupe on y distingue souvent la présence caractéristique de lamelles mordorées de biotite. Dans la région du facies de Bastogne, la roche est noire ou noir grisâtre. Elle est vert foncé dans le gedinien et dans le facies de Bertrix et de Sainte-Marie.

Digitized by Google

Ce qui est très caractéristique de la roche, c'est l'odeur de pierre à fusil très accentuée que la roche dégage sous le choc du marteau. Dans les gisements les mieux caractérisés, la roche montre une tendance assez marquée à se débiter en nodules de toutes dimensions, parfois métriques et à texture en écailles concentriques.

Par mélange avec du phyllade, la cornéite passe graduellement au phyllade cornéen dont nous avons parlé précédemment.

Comme la texture cornéenne est surimposée à la roche clastique, celle-ci peut conserver une partie de ses caractères après le métamorphisme, et c'est ainsi que l'on voit des cornéites zonaires provenant de la transformation de quartzophyllades zonaires.

Type 5. — *Roche terreuse amphibolifère manganésifère.* Cette roche, d'une extension très vaste, est friable, noir brunâtre, parfois bleuâtre intense et mat. Elle tache les doigts et on y distingue le plus souvent des prismes fibreux d'amphibole. D'après les conditions de gisement, on voit très bien que la nature terreuse de la roche n'est pas le fait d'une altération météorique.

Type 6. — *Roche conglomérée.* Je donne ce nom à un type particulier, non pour indiquer que ce soit un conglomérat, mais pour rappeler sa ressemblance avec un conglomérat. En effet, ce type est formé par du grès à gros grain, parfois même feldspathique, rempli de noyaux aplatis atteignant parfois 0^m01 de longueur, de phyllade noir compact grenatifère et de noyaux de phyllade ilménitifère ou même de phyllade fort peu métamorphique. Il me paraît évident, d'après certains gisements, que ce type provient du métamorphisme de grès à noyaux schisteux comme on en observe parfois dans la région.

Type 7. — *Quartzite chloritifère.* Ce type, dont je ne connais qu'un seul gîte, est constitué par un beau quartzite foncé extrêmement vitreux et compact avec des enduits et des amas d'un minéral très fibreux ou lamellaire à fibres souvent radiales, tendre, vert pâle, qui paraît être de la chlorite.

Digitized by Google

Type 8. — *Nodules pisolitiques chloriteux.* Ce type curieux est formé par une roche tendre, malheureusement altérée, entièrement constituée par des pisolites d'un minéral lamellaire à lamelles fibro-radiales. La teinte, qui semble due à l'altération, est jaunâtre ou bistrée, mais dans quelques pisolites est verdâtre. Je rapporte ce minéral à la chlorite, sous toutes réserves. On y voit disséminées des lamelles isolées de belle chlorite vert pâle nacrée que l'on retrouve aussi dans le voisinage, dans le grès englobant les nodules métamorphiques.

Type 9. — *Phyllade grenatifère.* Ce type, dont je n'ai pu voir qu'un mauvais gisement à la ballastière du chemin de fer au nord de Bastogne, est constitué par du phyllade compact noir avec cristaux de grenat. Il a dû être beaucoup plus visible jadis, à en juger par les descriptions de Gosselet et surtout de Dumont. La disparition de ce type peut être due à ce fait, qui était visible dans les carrières de roches phylladeuses, dont on se contentait, à l'époque de Dumont, comme pierre de construction, alors qu'à notre époque de prospérité pour l'Ardenne ces roches médiocres sont délaissées pour le grès.

Type 10 — *Grès à ouralite.* Cette roche remarquable est représentée par du grès gris noirâtre à grain fin extrêmement tenace, rempli de grands cristaux blancs à texture lamellaire que l'on avait pris lors de sa découverte pour de la mâcle, mais qui, d'après les travaux de Klément (XIV) et de Wichmann (XV) serait de l'ouralite. Les cristaux, très volumineux, peuvent atteindre jusque 0^m07 de long sur 0^m02 de large. Généralement les contours du minéral sont bordés d'une mince ligne rougeâtre. Au voisinage de cette roche, dans un gîte, j'ai trouvé un grès remarquable avec des amas d'un minéral blanc fibreux paraissant être de la trémolite.

Type 11. — *Roche à ottrelite.* Ce type, qui n'existe que dans le gîte du bois de Coret, est formé par une roche tendre, compacte, d'un vert foncé particulier, passant au gris cendré. Elle est bondée, par places, de belles lamelles planes, souvent nettement terminées et parallélogrammiques d'ottrélite. Ce minéral de teinte noire, un peu verdâtre brillant, y a une dimension un peu plus forte que celle des ottrélites moyennes de Séviscourt. On y

Digitized by Google

observe parfois des cristaux de grenat le plus souvent altérés et terreux. La roche, en devenant grisâtre, devient en même temps, semble-t-il, pyritifère et friable.

Avec les types que nous venons de décrire, on en rencontre encore d'autres, mais que leur aspect et leurs conditions de gisement permettent de regarder comme des roches altérées. Ainsi on observe souvent une roche d'un gris cendré avec de petits points ronds rougeâtres (grenat ?) et des prismes blanc laiteux (amphibole ?), qui paraît n'être que le facies d'altération du type 1.

CHAPITRE IV

Description de gîtes de métamorphisme sporadique.

Ce chapitre constitue la partie la plus importante de notre travail. Quel que soit le sort réservé à mes concepts théoriques, les observations resteront. Le levé de la carte géologique de la région, en nous obligeant à visiter minutieusement ses moindres recoins, nous a permis d'étudier un grand nombre de gîtes, grâce à un concours de circonstances favorables que nous signalions au début de ce travail. Nous avons ainsi recueilli une somme énorme de documents, d'autant plus précieuse, que jusque maintenant la description de ces gisements était encore fort rudimentaire. A. Dumont, qui a dû voir dans de bonnes conditions plusieurs gisements, ne nous en a laissé dans ses notes de voyage que des descriptions sommaires, sans aucune figure. Après lui, MM. Renard et Gosselet, comme ils le font remarquer dans leurs écrits, n'ont plus eu la chance de pouvoir étudier des coupes fraîches de ces gisements. Cependant, les seules figures que nous en possédons jusque maintenant, sont celles que l'on doit aux consciencieuses recherches de M. Gosselet et que l'on trouve dans son ouvrage sur l'Ardenne (VIII).

Nous comptons donner ici de nombreuses descriptions de gîtes métamorphiques, accompagnées de figures, et aussi minutieuses que possible, afin de permettre de bien saisir le mode de gisement, unique au monde, de ces

Digitized by Google

roches si remarquables. Nous ferons choix des gites de nature à montrer les différents types régionaux, les conditions de gisements spéciales et les roches métamorphiques particulières.

Afin de faire connaître pour chaque gîte, non seulement les allures intimes, mais aussi les conditions générales de gisement, nous donnerons à chaque gite décrit un numéro d'ordre qui figurera sur la carte au point où ce gîte est repéré, et l'on connaîtra ainsi les relations de ce gîte avec la constitution géologique générale. De plus, lorsqu'un gite décrit sera dans le plan d'une de nos grandes coupes, le même numéro sera reporté sur la coupe à côté du signe indiquant l'emplacement du gîte.

Pour les gîtes qui se trouvent sur les planchettes que nous avons levées, nous ajouterons, entre parenthèses, le numéro de nos notes de voyage qui figure sur les cartes-minutes au $^1/_{20\,000}$ qui sont déposées au Service géologique. On pourra donc retrouver les gisements sur le terrain. Enfin, comme nous l'avons déjà dit, nous représenterons sur les figures la position des échantillons (1) que nous avons recueillis pour une future étude pétrographique. Nous espérons faire donner ainsi à nos documents leur maximum d'effet utile, et l'on voudra bien nous pardonner d'avoir peut-être trop multiplié les descriptions, en songeant que la plupart des gîtes décrits sont déjà disparus depuis lors, comme j'ai pu m'en assurer. Ces descriptions, choisies parmi les plus typiques, ne représentent d'ailleurs qu'une partie de celles que contiennent mes notes de voyage.

A. — *Types de conditions de gisement diverses.*

On rencontre des amas métamorphiques dans les roches présentant les allures les plus diverses. Le plus souvent cependant les amas se trouvent

(1) C'est pour permettre ce repèrage des échantillons que j'ai été obligé d'employer pour les figures une échelle un peu grande, j'en conviens.

Digitized by Google

dans des roches faiblement inclinées. Nous allons étudier d'abord un gisement se trouvant dans des terrains faiblement inclinés et présentant une stratification générale aussi régulière que possible.

Gîte n° 1. Mande-Saint-Étienne.

Carrière à 360 mètres au nord-ouest de la borne 45 de la grand'route de Marche-Bastogne (pl. Flamierge, n° 93). Coupe :

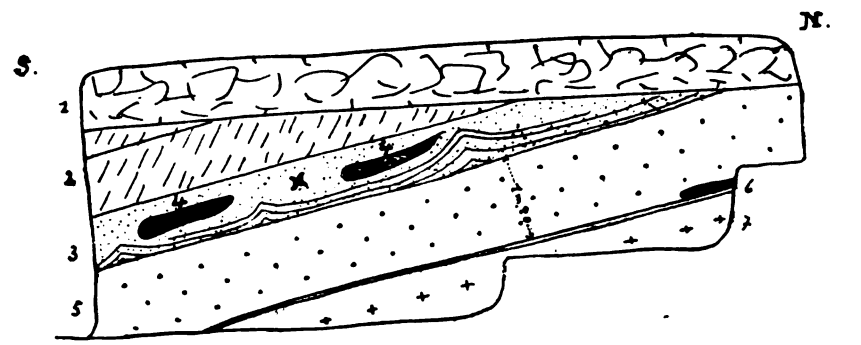


FIG. 16.

1. Éboulis de carrière.
2. Grès grenu sableux, friable, verdâtre. Inclinaison sud = 35°. Direction nord-35°-est.
3. Grès grenu assez dur, schisteux et zonaire vers le bas.
4. Nodules de roche du type 5, noire, pesante, manganésifère et charbonneuse, friable, nettement séparée de la roche encaissante.
5. Grès grenu, gris, quartzeux, très dur.
6. Joint schisteux.
7. Grès grenu un peu feldspathique, très dur.

   Entre les deux nodules, le grès paraît très métamorphique (échantillon).

Gîte n° 2. Bastogne.

Dans la tranchée de la gare de Bastogne-Sud, paroi est, au sud et contre

Digitized by Google

le deuxième pont au nord de la gare, on voit la coupe suivante (pl. Bastogne, n° 100) (voir coupe n° 2, pl. II) :

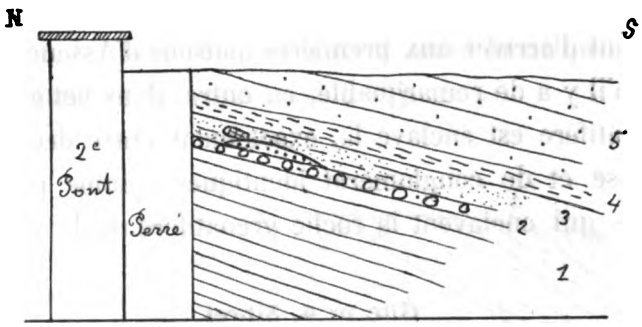


FIG. 17.

1. Phyllade noir luisant ilménitifère avec empreintes végétales (Haliserites Dechenanus?)
2. Couche de 0m10 d'une sorte de conglomérat de grès à gros grains, jaune verdâtre avec des nodules avellanaires de roche noire ilménitifère et grenatifère du type 8.
3. Grès grenu jaunâtre renfermant un nodule de 0m30 de long sur 0m10 d'épaisseur. Ce nodule est noir, caverneux, pesant, grenatifère avec une croûte verdâtre amphibolique. Il est surmonté d'un petit amas de quartz avec bastonite, et de chaque côté du nodule il se détache de fines strates de 0m002 au maximum, qui pénètrent dans le grès environnant auquel elles donnent un aspect zonaire. Elles s'amincissent progressivement et disparaissent. L'ensemble présente la coupe agrandie ci-dessous.

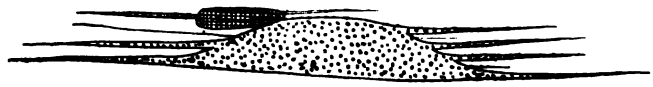


FIG. 18.

4. Arkose grenue verdâtre et jaunâtre avec quelques points noirs.
5. Grès stratoïde vert sale.

La couche métamorphique se retrouve de l'autre côté de la culée du pont.

La couche n° 4 a disparu, et dans la couche n° 3, il y a un autre nodule grenatifère de 1m50 de long sur 0m20 de puissance, dans lequel j'ai découvert des fossiles très déformés, notamment une Rynchonella. C'est un troisième gisement de roches grenatifères et fossilifères à ajouter aux deux précédemment signalés par Dumont et par Gosselet.

Gîte n° 3. Assenois.

On trouve aussi des amas métamorphiques dans des strates plus inclinées.

Digitized by Google

Ainsi, par exemple, on voit une couche lenticulaire de 0m10 de roche grenatifère enclavée dans des roches inclinées de 40° au sud-est dans une petite emprise du talus est de la nouvelle route de Bastogne à Assenois, environ 325 mètres avant d'arriver aux premières maisons d'Assenois (pl. Bastogne, n° 122). Ce qu'il y a de remarquable, en outre, dans cette coupe, c'est que ce nodule grenatifère est enclavé là, exactement entre deux couches particulières d'arkose et de conglomérat identiques comme position et comme nature à celles qui enclavent la roche grenatifère de la gare de Bastogne-Sud.

Gîte n° 4. Sibret.

Dans la tranchée du chemin de fer au kilomètre 16 entre Morhet et Sibret (pl. Sibret, n° 960), on voit un petit banc de roche grenatifère intercalé dans un complexe de schiste gris de Sainte-Marie, de schiste rouge altéré, le tout très régulièrement stratifié et incliné au sud-est de 75°.

Gîte n° 5. Bastogne (voir coupe 2, pl. 2).

Dans ses notes de voyage, A. Dumont a décrit un gîte remarquable constituant un banc vertical ou à peu près. Ce gîte, disparu depuis longtemps (pl. Bastogne, notes de voyage de A. Dumont, n° 543 bleu), s'observait en sortant de Bastogne par la route de Marche. Dumont décrit ce gîte comme un banc d'environ 0m80, ferrugineux scoriacé avec de petits nids de grenat, divisé en deux par un lit schisteux et subdivisé en blocs rectangulaires par des joints perpendiculaires à la stratification. La roche métamorphique renfermait des fossiles et était intercalée dans des schistes à empreintes végétales.

Tous les gîtes que vous venons de décrire comme beaucoup d'autres que nous pourrions citer, prouvent que le métamorphisme sporadique peut affecter des terrains présentant toutes les inclinaisons possibles de 0° à 90°. On en verra encore maints exemples dans les figures qui suivront.

Après avoir fourni des cas de métamorphisme dans des roches très régulières, nous allons en examiner dans des gisements plissés ou fracturés et où, naturellement, la complexité des allures est bien plus grande.

Digitized by Google

Gîte n° 6. Morhet.

Lorsque l'on suit la grand'route de la gare de Morhet vers le village, à environ 1,500 mètres du chemin de fer, on voit, dans le flanc de la colline qui borde la route, la carrière Mouton dont voici la coupe que nous avons déjà citée précédemment (pl. Sibret, n° 839).

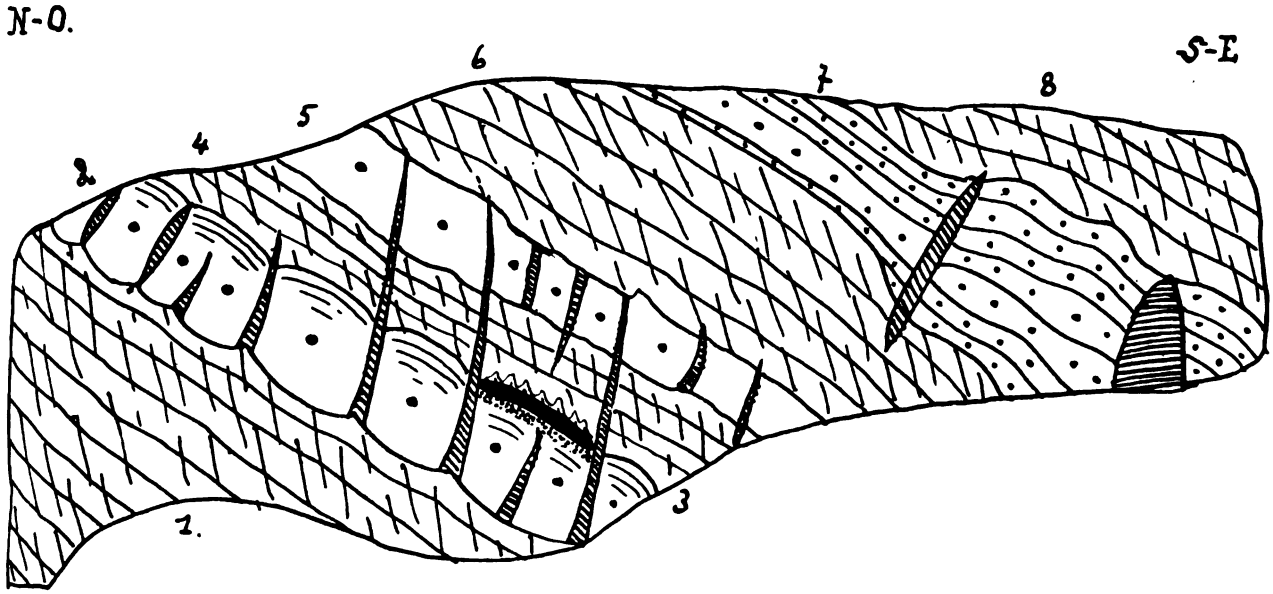


FIG. 19.

1. Phyllade noir compact, dur, mal feuilleté, à grandes paillettes d'ilménite. Inclinaison sud = 45°. Direction nord-55°-est.
2. Banc de grès grenu gris verdâtre, dur, bastonitifère, massif vers le bas, se divisant en petits bancs vers le haut, 0m80.
3. Couche de 0m13 d'épaisseur sur 1 mètre de long de roche noire du type 1; dure, pesante, remplie de grenats remarquablement limpides. Au-dessus de cet amas grenatifère se trouve la remarquable couche plissée que nous avons décrite page 18, figure 3. En dessous de la roche grenatifère s'observe une mince strate noire phylladeuse passant rapidement au grès vers le bas et qui est intéressante à signaler car, n'existant que là dans le banc de grès, elle semble en quelque sorte avoir attiré la formation métamorphique à ce point précis.
4. Phyllade noir, compact et gris pailleté, 0m90.
5. Grès gris un peu quartzeux avec veines de quartz bastonitifère, 0m40.
6. Couche de 1 mètre de phyllade noir ilménitifère passant insensiblement vers le haut à du grès noir schisteux ilménitifère de 0m50 de puissance.
7. Psammite stratoïde ilménitifère zonaire en petits bancs, 1m25 en moyenne, avec grosses veines de quartz, 0m20.
8. Phyllade noir grisâtre très ilménitifère.

Il y a un clivage schisteux très net dans les roches phylladeuses.

Digitized by Google

Gîte n° 7. Morbet.

En continuant à suivre la grand'route précitée, on arrive à 2,400 mètres du chemin de fer, vis-à-vis d'un monticule rocheux situé à l'entrée du village, côté

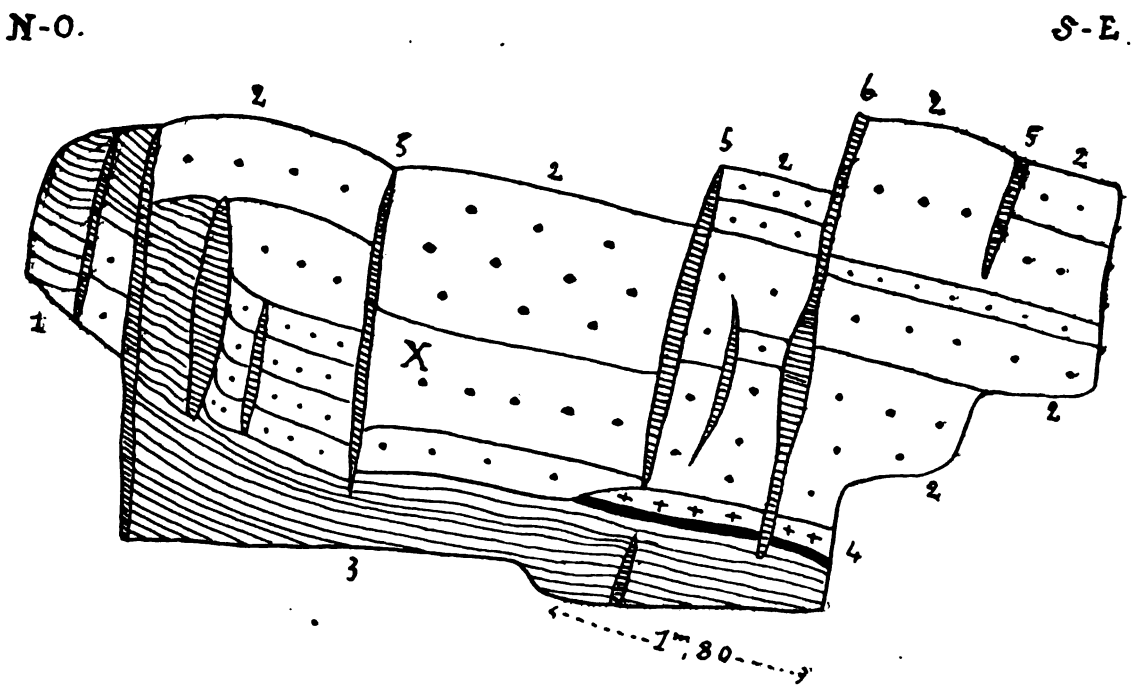


FIG. 20.

1. Grès vert grenu, quartzeux, assez schisteux.
2. Gros bancs de quartzite noir-bleu finement grenu, parfois un peu zonaire, esquilleux, translucide sur les bords, excessivement dur et tenace. Un échantillon pris au point X, très métamorphique.
3. Grès noir très feuilleté, schisteux.
4. Nodule de roche grenatifère et surtout amphibolique, du type 5, terreux, noir, manganésifère. A sa base ce nodule montre tout du long une couche de 0m02 de roche amphibolique très dure, quartzeuse, du type 2, 1re variété. Dans les déblais de la carrière, j'ai trouvé des débris d'une curieuse roche amphibolique.
5. Filons de quartz.
6. Filon de quartz avec lamelles de bastonite.

Digitized by Google

nord-est de la route et compris dans le triangle très aigu de trois chemins. Ce monticule porte le nom significatif de Péry (renseigné par erreur sur la carte de l'état-major, comme porté par la colline qui lui fait face). Ce monticule, tout perforé d'excavations, est un endroit remarquablement métamorphique (pl. Sibret, n° 861).

On se trouve là sur l'extrémité orientale d'une des ondulations qui constituent la voûte centrale de la région, car les couches montrent une direction générale nord-35°-est et une inclinaison vers l'est variant de 15° à 45° par suite de petits plissements que présentent les roches dans le sens est-ouest. De l'ouest à l'est, on observe dans le monticule les roches suivantes : 1° du grès quartzeux bastonitifère; 2° du phyllade noir dur ilménitifère, mal feuilleté; 3° des grès stratoïdes en petits bancs alternant avec du schiste gris ou noir compact d'un aspect peu ou pas métamorphique; 4° du quartzite à texture grenue, à éclat gras, très métamorphique que j'ai décrit dans les roches de métamorphisme général et qui est exploité dans une série de carrières; 5° puis du phyllade noir passant au quartzophyllade zonaire; 6° enfin une grande carrière dont la paroi nord montre la coupe ci-contre (fig. 20).

Gîte n° 8. Houmont (voir coupe n° 1, pl. 2).

A mi-chemin entre le moulin de Houmont et Rechrival, il y a sur le flanc est du ruisseau de Laval une colline appelée le thier de Tirifin, qui est aussi un curieux gisement métamorphique. Les roches qui la constituent forment un demi-dôme bien marqué, très surbaissé et s'ouvrant vers l'ouest.

A l'angle sud-ouest de la colline, il y a une carrière située à cheval sur le sommet du dôme et sur son flanc sud, dont nous avons déjà plus haut donné une partie de la coupe située sur le sommet du dôme (fig. 10, p. 22).

Digitized by Google

Nous donnons ci-dessous la suite de cette coupe vers le sud (pl. Sibret, n° 889).

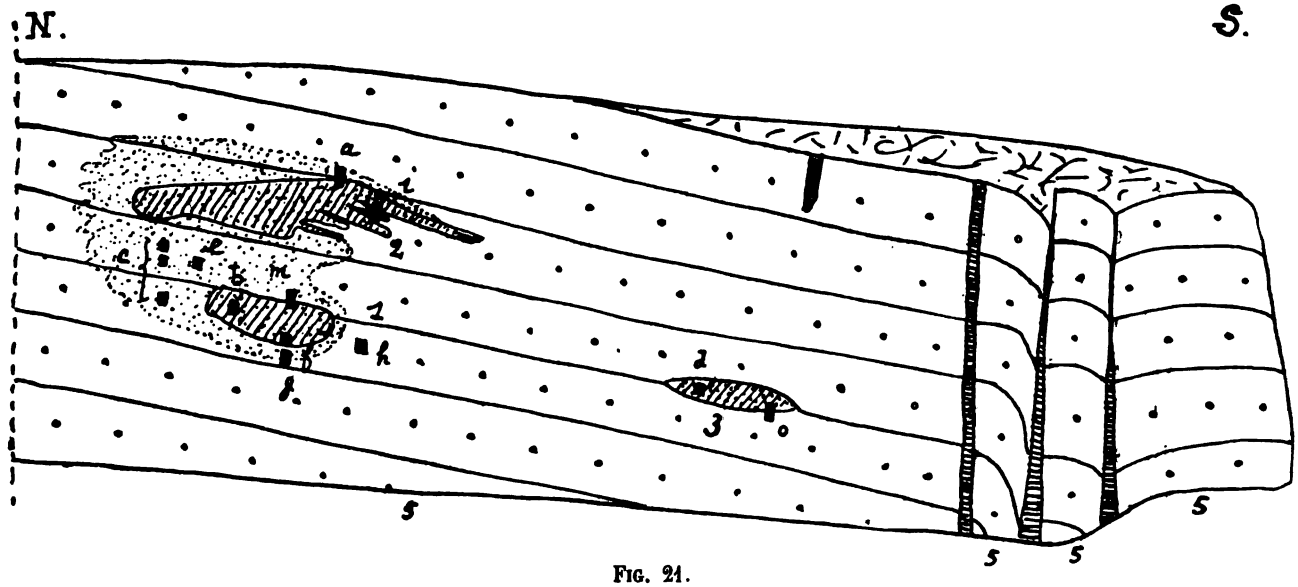


FIG. 21.

1. Nodule de roche noire, pesante, manganésifère, du type 5, de 0m60 de long sur 0m30 d'épaisseur.
2. Autre nodule de roche semblable de 2 mètres de long sur 0m35. Vers le nord, sa limite est très nette, mais au bout sud il prend un aspect zonaire par suite de l'intercalation de minces strates de grès.
3. Nodule de roche amphibolique plus friable, du type 5, un peu grenatifère, longueur 1m25, épaisseur 0m15. Il est à 2m50 du nodule n° I.
4. Auréole de quartzitine du type 3, vitreuse, noire, excessivement dure, à cassure conchoïdale. Sa limite avec les nodules est très nette et rectiligne, mais avec la roche encaissante il y a passage très insensible et la limite est festonnée. Entre les deux nodules 1 et 2, cette quartzitine passe à un grès métamorphique curieux, qui a 0m30 de puissance dans la portion la plus resserrée entre les deux nodules.
5. Grès vert grenu, très dur, bastonifère, avec filons de quartz avec bastonite. Au voisinage de l'auréole, le grès devient plus finement grenu, plus bleu, plus foncé.

N. B. — Les petites lettres indiquent la position des échantillons prélevés.

La surface des bancs de grès montre de beaux ripple-marks.

Gîte n° 9. Savy (voir coupe n° 2, pl. 2).

Un autre gisement métamorphique se présente au voisinage de l'axe de la voûte centrale de la région, à Savy, dans une carrière contre et à l'ouest de la route qui quitte la grand'route de Laroche à la borne I, vers Hemroulle.

Digitized by Google

Cette carrière est située à 1 kilomètre de la borne I (pl. Longchamps, n° 53).

On y observe la coupe suivante :

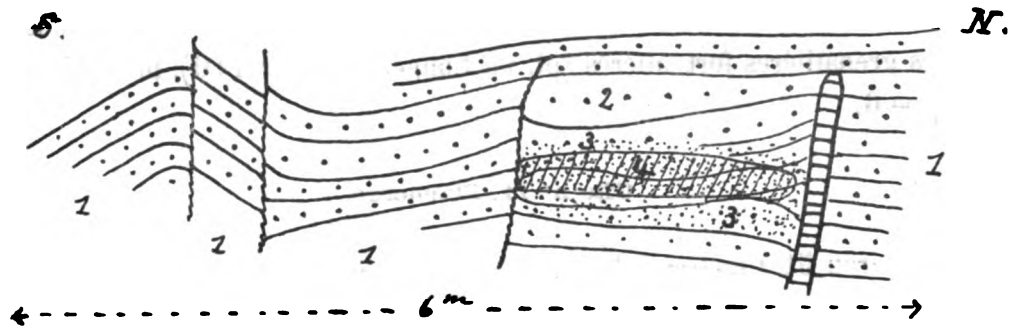


Fig. 22.

1. Grès grenu, vert sombre, quartzeux.
2. Grès encore plus quartzeux.
3 Auréole de quartzitine. Au-dessus du nodule elle est peu distincte et peu épaisse, mais en dessous elle a 0m10 et elle est très nette, surtout contre le nodule. En s'éloignant de celui-ci, elle se fond insensiblement dans la roche encaissante.
4. Lentille de 0m10 de roche du type 2, variété 1. Elle ne touche pas le filon de quartz qui est au nord, mais elle l'approche de très près. Ce qui est très remarquable, c'est que les plans de stratification du grès encaissant ne disparaissent pas et restent visibles dans leur passage à travers la lentille.

Gîte n° 10. Bizory.

Jusque maintenant, nous avons décrit des gisements se trouvant enclavés dans des terrains inclinés au sud ou à l'est. Il n'est guère possible d'en observer présentant une inclinaison à l'ouest, pour la bonne raison que tous les plissements ayant dans cette région de l'Ardenne l'ennoyage incliné à l'est, les inclinaisons à l'ouest ne peuvent être que tout à fait accidentelles. Nous en signalerons plus loin un cas, cependant.

Quant aux gisements métamorphiques dans des terrains inclinés au nord, sans être nombreux, on en constate quelques-uns sur le flanc nord de la voûte centrale, là où les gîtes métamorphiques sont assez rares. Nous en décrirons dans un autre chapitre qui se trouvent dans des roches à faible pente nord; ici nous en signalerons un qui se trouve dans des terrains fort inclinés au nord.

Digitized by Google

Dans une tranchée du chemin de fer Bastogne-Gouvy, entre les bornes K 31 et 32, on observe des grès stratoïdes dont un banc a un aspect conglomeré à cause de la présence de noyaux schisteux violacés ilménitifères.

L'inclinaison est de 60° au nord-nord-ouest. On y trouve des nodules de roches grenatifères fort altérés (pl. de Longchamps, n° 110), probablement du type 6.

Gîte n° 11. Flamierge.

A environ 500 mètres à l'ouest de Flamierge se trouve un petit groupe d'excavations ouvertes sur des plissements en forme de dôme, ouvert vers l'ouest, et où l'on peut étudier des roches métamorphiques, tantôt sur le flanc incliné au sud-est, tantôt sur des inclinaisons absolument accidentelles à l'ouest-sud-ouest. Dans une carrière on voit des bancs dir. nord-30°-est, incl. 0 = 85° et formés de grès quartzeux gris verdâtre, grenus, de quartzophyllades, ainsi que de phyllades noirs graphiteux ilménitifères. On y trouve des roches grenatifères et amphiboliques légères, friables et manganésifères. (pl. Flamierge, n° 68). Un peu au nord, dans une grande carrière (pl. Flamierge, n° 70), on voit des quartzophyllades zonaires passant graduellement à des grès stratoïdes qui renferment les mêmes roches métamorphiques qu'à la carrière n° 68. Les quartzophyllades sont très durs, ilménitifères et montrent des cavités clinoédriques. Il est probable que les roches de cette carrière, dont la direction varie de nord-30°-est à est-60°-sud, forment voûte avec celles de la carrière n° 68.

Gîte n° 12. Sibret.

Le type suivant de gisement est absolument unique comme disposition de la roche métamorphique. Dans une région ondulée de faibles plissements et fort métamorphique, une carrière est ouverte à l'est et assez près de la route de Sibret à Chenogne, au beau milieu de la colline appelée Longvilly (pl. Sibret, n° 867).

Digitized by Google

On y observe, sur la paroi ouest, la coupe suivante :

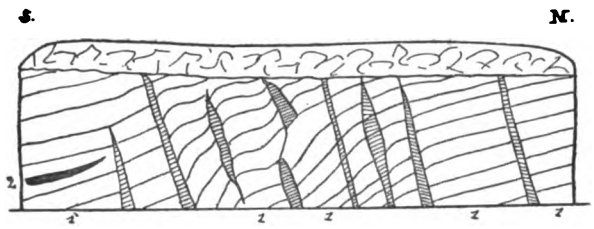


FIG. 23.

1. Petits bancs de grès un peu stratoïde, bastonitifère, vert jaunâtre, altéré. Direction nord-50°-est.
2. Nodule complexe grenatifère qui montre la structure suivante :

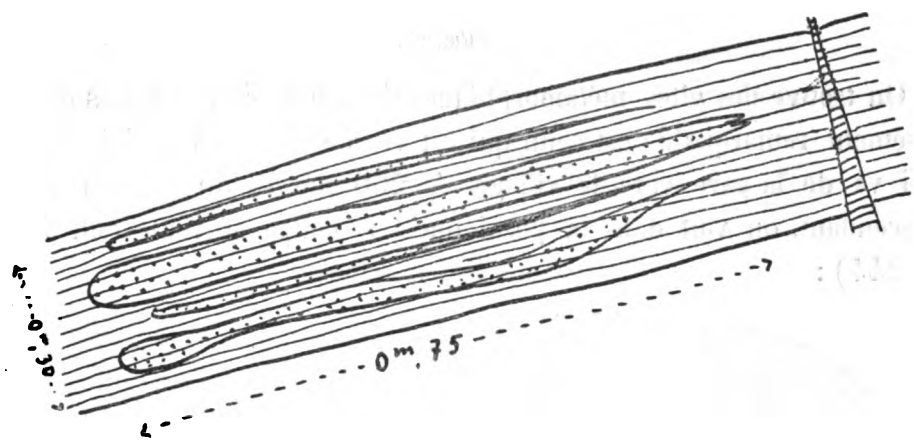


FIG. 24.

Le nodule, comme on voit, se décompose en nodules secondaires qui sont séparés les uns des autres par de minces couches de grès finement stratoïdes. La roche des nodules est friable, noire et montre des prismes d'un minéral blanc et soyeux. On voit très bien que les fines strates du grès encaissant se prolongent au travers des nodules métamorphiques, où elles se fondent et disparaissent insensiblement. Le nodule secondaire le plus épais (il a 0m15 de puissance) montre une fine structure stratoïde, et les strates sont manifestement le prolongement de celles du grès encaissant. A sa pointe nord, l'ensemble des nodules se fond insensiblement dans le grès environnant.

Digitized by Google

Gîte n° 13. Velleroux.

Aux environs de la gare de Velleroux, des deux côtés du chemin de fer, on constate l'existence de plis en accordéon dont l'ensemble présente l'allure suivante :

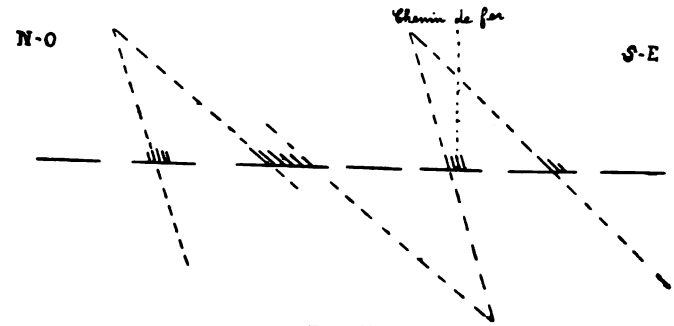


FIG. 25.

On trouve des gites métamorphiques dans trois de ces flancs de plis. Un gisement remarquable est celui qui est visible dans la tranchée de la route qui va de la gare vers le village. A 200 mètres du chemin de fer, en descendant, on voit dans la paroi ouest la coupe suivante (pl. Bastogne, n° 244) :

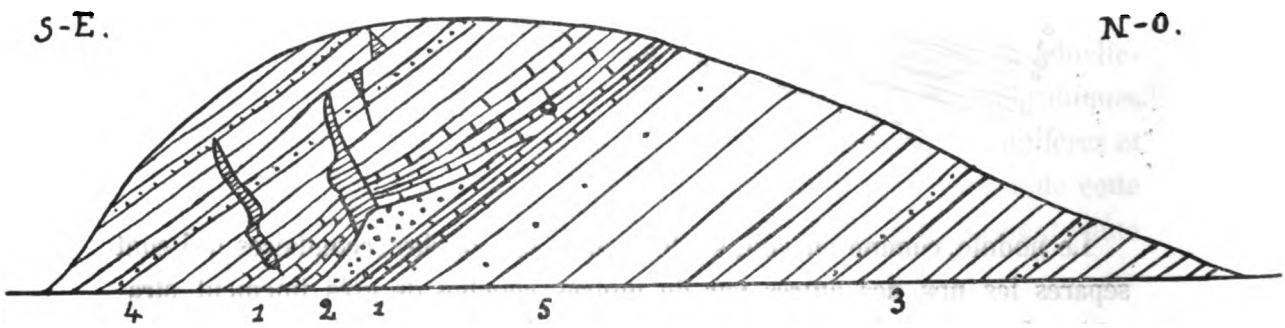


FIG. 26.

1. Grès stratoïde remarquable, identique des deux côtés du nodule suivant. Un échantillon prélevé au point 0.
2. Roche grenatifère noire à limite nette et brusque du type 1.
3. Quartzophyllade zonaire avec petits bancs de grès stratoïde.
4. Psammite zonaire avec filons de quartz paraissant par places avoir subi des rejets suivant le plan de stratification.
5° Psammite zonaire avec bancs de grès très grenu.

On observe dans cette coupe plusieurs faits intéressants. Ainsi on dirait que la roche métamorphique, en se formant, a refoulé la roche encaissante qui semble s'être ouverte pour lui faire place. Nous verrons plus loin encore

Digitized by Google

d'autres exemples d'une allure semblable. De plus, on dirait que la roche grenatifère a voulu pénétrer dans le vide rempli par le gros filon de quartz qui surmonte le nodule. En face de ce filon, en effet, la roche métamorphique semble se soulever.

A 100 mètres au sud-ouest de cette tranchée, et exactement dans le prolongement des couches, se voient deux carrières contiguës. Dans celle du nord, on voit des grès stratoïdes et des quartzophyllades zonaires en bancs très réguliers, avec la même allure que dans la tranchée, et où l'on observe un amas local de roche métamorphique noir cendré avec traits blancs qui lui donnent un aspect particulier, graphique, que l'on remarque encore dans quelques autres gites de la localité. Dans la carrière, au sud, on exploite du quartzophyllade zonaire en bancs d'une régularité et d'un parallélisme comme on n'en observe nulle part ailleurs dans toute la région. Ces roches présentent la même allure et sont recherchées comme pierre de taille.

On n'y observe aucune trace de métamorphisme ni aucun clivage schisteux.

Gite n° 14. Bastogne.

Sur la figure I de la planche 3, nous avons donné la coupe du talus qui borde la grand'route de Bastogne à Longvilly entre les bornes 1 et 2, et cela pour donner une idée de l'allure des couches dans une des portions les plus disloquées de la région. Dans cette coupe on observe un curieux amas métamorphique qui, comme celui du n° 13 et de quelques autres gites, semble avoir refoulé en se formant les strates environnantes, comme le montre la coupe suivante, où l'on voit les minces strates foncées argileuses du grès stratoïde, épouser en grande partie la forme du nodule.

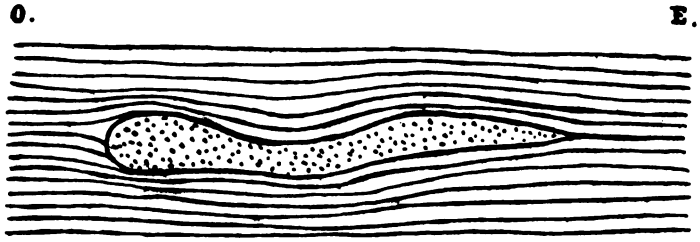


Fig. 27.

Digitized by Google

La roche grenatifère est le plus souvent compacte (type 1), parfois friable, et alors on y voit des prismes d'actinote (type 5). L'amas est entouré d'une zone corticale d'environ 0^{m}03 d'épaisseur, moins foncée que l'amas, mais plus foncée que le grès environnant (type 2). Elle est beaucoup moins accusée au-dessus qu'en dessous de l'amas, et la limite de celui-ci est fort nette. Dans la région où existe l'amas, le grès est plus stratoïde qu'ailleurs, et de plus, en dessous de l'amas, ce grès est plus compact, plus quartzeux, ressemblant davantage à la cornéite.

B. — *Types de gîtes des différentes roches de métamorphisme sporadique.*

1. — Nodules ottrélitifères.

Gîte n° 15. Bois de Coret à Saint-Pierre.

Sur la lisière sud-ouest du Bois de Coret, à environ 1,900 mètres au nord-est de la gare de Libramont, il y a une bruyère perforée de carrières montrant des roches remarquablement métamorphiques (pl. Bras, n° 603). Ces carrières sont malheureusement abandonnées pour la plupart, mais de temps en temps on en remet l'une ou l'autre en exploitation, et c'est comme cela qu'elles ont déjà fourni à M. Dumont, à M. Gosselet, à M. Malaise et à moi-même de précieux matériaux d'étude. Une de ces carrières, fermée à l'heure actuelle, m'a permis de lever les coupes suivantes, prises à angle droit sur deux de ses faces.

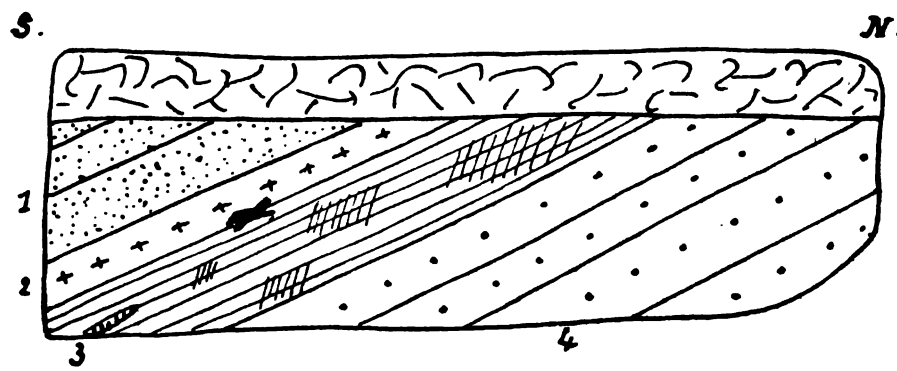


Fig. 28.

Digitized by Google

Voici la seconde de ces coupes :

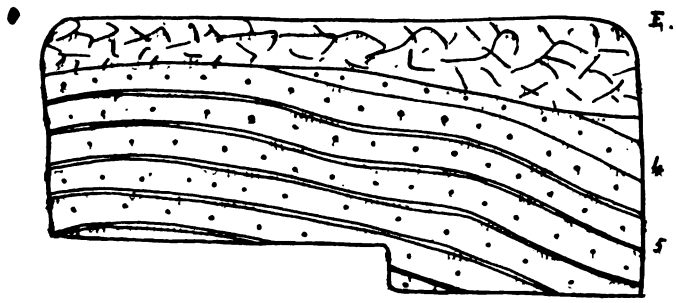


FIG. 29.

1. Grès blanc grenu, un peu quartzeux, parfois zonaire.

2. Banc de 0m35 de grès très quartzeux, très grenu, un peu brun.

3. Couche de 0m60 de quartzophyllade avec petites ottrélites. Il est de moins en moins métamorphique et de moins en moins ottrélitifère vers le bas. Par places on y observe de fins clivages schisteux inclinés au sud de 50°. A la limite de cette couche et de la précédente se trouve un remarquable nodule dont nous donnons plus loin une coupe agrandie. Dans la couche elle-même, vers le sud, se trouvait un nodule de roche grenatifère ordinaire du type 1.

4. Grès grenu, blanc, quartzeux, un peu stratoïde.

5. Alternance de bancs de grès grenu, bastonitifère, avec rares zones foncées et de minces strates phylladeuses blanches ou noires, micacées, un peu psammitiques et d'un aspect métamorphique, zonaires.

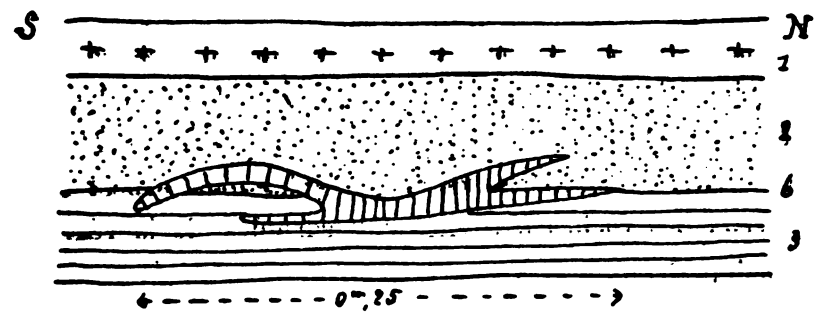


FIG. 30.

(Coupe agrandie du nodule indiqué ci-dessus.)

1. Grès. (N° 1 des coupes ci-dessus.)

2. Grès. (N° 2 des coupes ci-dessus.)

3. Quartzophyllade ottrélitifère. Les joints de stratification sont littéralement tapissés de grandes lamelles de mica blanc.

6. Nodule ottrélitifère et grenatifère. Ce nodule aux formes bizarres présente en outre des apophyses qui s'en détachent et pénètrent dans les roches encaissantes, mais elles sont si minces qu'on ne saurait

Digitized by Google

les figurer à l'échelle de notre coupe. Ce nodule a une épaisseur maximum de 0m05. Ses limites, surtout avec le grès, sont extrêmement tranchées. Dans ses parties les plus épaisses, le nodule est formé d'une croûte d'épaisseur variable, mais pouvant atteindre 0m01 d'épaisseur, et constituée par une roche tendre, noir verdâtre, littéralement bondée de très belles lamelles clinoédriques d'ottrélite noirâtre. Ces lamelles, parfois très épaisses, sont souvent limitées sur toutes leurs faces par des plans biens nets, et j'y ai trouvé les plus beaux cristaux d'ottrélite que j'aie vus en Ardenne. Ces ottrélites ont jusque 0m002 de grand axe et sont bien plus grandes que celles qui remplissent le quartzophyllade de la couche n° 3 (fig. 28). L'intérieur du nodule est rempli de couches alternatives aux allures capricieuses, tantôt constituées comme la croûte, tantôt plus compactes, plus noires, avec très rares ottrélites et avec des vacuoles dues à la disparition de grenats (comme on le voit d'après certains échantillons où les grenats sont conservés). J'ai trouvé aussi dans le centre du nodule un petit amas de couleur gris cendré. La couche ottrélitifère n° 3 de la figure 28 présente à son extrémité sud un amas de roche noirâtre grenatifère, semblable à ceux qui se touvent au milieu du nodule que nous venons de décrire. Il est représenté sur la coupe, figure 28.

Dans les éboulis de la carrière, nous avons recueilli des spécimens remarquables, provenant manifestement du grès n° 5 de la figure n° 29. Ainsi on y trouve quantité de petits nodules métamorphiques de dimensions exiguës. Nous en possédons un qui n'a pas plus de 0m05 de grand axe, qui est noir, avec vacuoles provenant de la disparition de grenats et qui est séparé du grès blanc encaissant par une auréole de teinte intermédiaire.

Nous avons aussi trouvé dans ce grès des lentilles de quartz allongées parallèlement à la stratification, caverneuses, tapissées de dépôts de manganèse et de limonite irisée et enveloppée parfois d'une croûte noir verdâtre grenatifère.

Un autre nodule était de couleur grise et rempli d'amas de marcassite. Il ne sera pas hors de propos de signaler que dans l'amas ottrélitifère que nous venons de décrire (fig. 30), la disparition ou l'enlèvement de certains cristaux d'ottrélites donne naissance à des vides d'un aspect absolument identique à ceux des roches à cavités clinoédriques de la région, roches encore énigmatiques.

2. — Nodules a ouralite.

Gîte n° 16. Libramont.

Je n'ai pu observer en place ces roches si spéciales que dans une seule carrière, située à l'est et tout contre le chemin de fer Bruxelles-Arlon, à

Digitized by Google

1,400 mètres au sud-est de la gare de Libramont (pl. Recogne, n° 810). Nous en donnons ici une coupe.

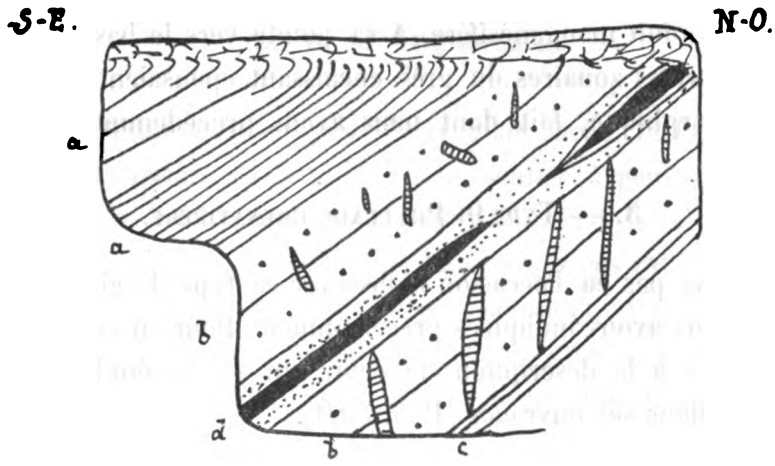


FIG. 31.

a. Schistes gris de Sainte-Marie, micacés, luisants. Direction nord-60°-est (5 mètres).

b. Grès gris verdâtre, très pâle, un peu zonaire, très bastonitifère, avec de curieuses intercalations, rares, de phyllade ilménitifère. Filons de quartz avec kaolin et bastonite et obliques par rapport à la stratification, ce qui est bien rare dans la région (6 mètres).

c. Schiste gris très altéré.

d. Banc de grès verdâtre contenant deux lentilles métamorphiques (0m50).

Grand nodule. Il a environ 6 mètres de long sur 0m25 d'épaisseur maximum. Il se poursuit en direction au moins sur 3 mètres, car il est encore visible sur la paroi opposée de la carrière. Le centre de la lentille est occupé par la roche à ouralite que nous avons décrite précédemment et qui occupe environ 0m10. Les joints de la roche sont tapissés d'enduits violets de manganèse. A la périphérie, la roche à ouralite passe insensiblement à une roche noire, sorte de quartzite amphibolifère, semblable à celle des autres gisements de cette roche du type 2. Cette dernière roche passait elle-même au grès encaissant par l'intermédiaire d'une roche remarquable, grisâtre, quartzeuse, avec strates lenticulaires foncées. En dessous de la lentille et par places, le grès encaissant se montrait très métamorphique, blanchâtre, avec des houppes ou de petites masses fibro-radiées d'un minéral fibreux blanc verdâtre ou crème (trémolite?).

Digitized by Google

Presque partout autour de la lentille, le grès était plus foncé qu'ailleurs, formant ainsi une auréole diffuse.

Petit nodule. Celui-ci ne renfermait que du quartzite du type 2, amphibolique, avec enduit manganésifère. A sa pointe vers le bas, on voyait très bien que les strates zonaires du grès encaissant épousaient la forme de la lentille métamorphique, fait dont nous avons précédemment cité d'autres exemples.

3. — Type 9. Phyllade grenatifère.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'observer ce type de gisement pour les raisons que nous avons indiquées précédemment. Pour en citer un exemple, nous renvoyons à la description de celui qui a été étudié par Dumont et qu'il décrit dans ses ouvrages (II p. 310).

4. — Type 8. Nodules pisolithiques chloriteux.

Gîte n° 17, du bois Gelo.

Ce gîte remarquable est situé à 2,880 mètres au nord-est de l'église de Sainte-Marie, à cheval sur la limite de Séviscourt et de Bougnimont (pl. Sainte-Marie, n° 461). Une carrière montre là la coupe suivante :

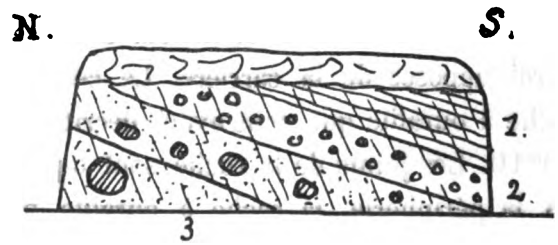


Fig. 32.

1. Psammite schisteux, gris verdâtre, sâle, avec lit schisteux de même teinte ou noirâtre (0-40).
2. Banc de grès gris grenu, cristallin, bondé de nodules chlorieux. Au voisinage de ces nodules le grès renferme de belles lamelles de chlorite.
3. Grès gris ou bleuâtre, grenu, friable, stratoïde, avec beaucoup de nodules de quartzifine.

Direction nord-80°-est. Inclinaison sud = 25°. Nombreux clivages. Inclinaison sud.

Digitized by Google

5. — Type 7. Quartzite chloritifère.

Gîte n° 18. Nimbermont.

Je n'ai pas pu observer en place ce type de roche. Je l'ai rencontrée en éboulis dans un carrière située le long d'un sentier, à peu près à mi-chemin entre Remagne et Nimbermont, à 150 mètres à l'est de la route qui réunit ces deux localités (pl. Sainte-Marie, n° 395). Dans ces carrières, on observe du phyllade très métamorphique, luisant, talqueux, doux au toucher, de Sainte-Marie, surmonté de grès gris verdâtre, grenu, bastonitifère, ou de quartzophyllade. Au-dessus vient de l'arkose schisteuse à très petits grains.

Direction nord-55°-est. Inclinaison sud = 53°.

6. — Type 6. Nodules conglomérés.

Gîte n° 2. Bastogne (voir coupe n° 2, pl. 2).

Ce genre de roche, assez fréquent, ne se voit guère en place dans de bonnes conditions. Je n'ai guère vu d'autre gîte convenable que celui que j'ai décrit plus haut, page 53, couche n° 2 de la coupe, figure 17.

7. — Type 5. Nodules friables amphibolifères.

Gîte n° 19. Sibret (voir coupe n° 1, pl. 2).

Nous avons déjà décrit page 20, figure 6, une paroi de la carrière située le long du chemin de Sibret, à Moulin-Poisson, à 1 kilomètre à l'ouest de l'église de Sibret (pl. Sibret, n° 1054). Sur une autre paroi de la même

Digitized by Google

carrière, on observe un remarquable gîte métamorphique offrant la coupe suivante :

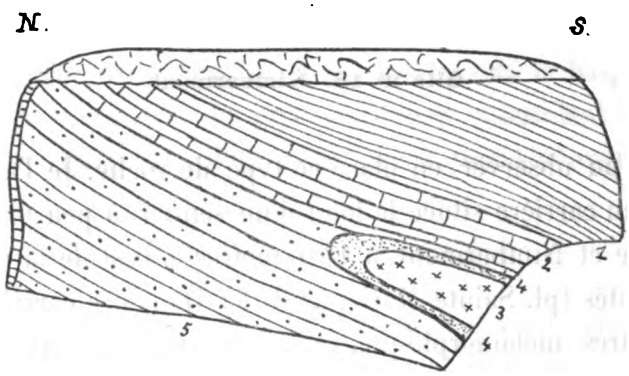


Fig. 33.

1. Phyllade gris de Sainte-Marie.
2. Psammite.
3. Nodule de roche terreuse, noir, intense, amphibolifère. Épaisseur 0m35, du type 5.
4. Auréole de quartzite, noir verdâtre, avec amphibole, 0m01, du type 2.
5. Grès gris terreux d'un aspect nullement métamorphique, nettement séparé de l'auréole qui est elle-même séparée du nodule. Inclinaison sud = 45°. Direction nord-60°-est.

Inclinaison sud = 45°. Direction nord-60°-est.

8. — Type 4. Cornéite.

Dans son ouvrage sur l'assise de Bastogne (V, p. 177), M. Gosselet résume comme suit ses idées sur le mode de gisement et de formation de cette roche, idées qu'il a d'ailleurs exprimées de la même façon dans beaucoup d'autres de ses travaux : « J'ai exprimé l'opinion que la cornéenne est le résultat d'un métamorphisme tout local. Elle se serait produite lorsqu'un obstacle quelconque a arrêté le mouvement qui entraînait toutes les couches vers le nord, sous l'influence de la pression venant du sud. Les couches se sont alors courbées en butant contre l'obstacle et se sont métamorphosées sous l'influence de la chaleur produite par la destruction du mouvement. Cette explication, qui n'est qu'une simple hypothèse, a pour but de faire ressortir les relations qui existent entre la disposition des schistes et leur transformation en cornéenne. En effet, la cornéenne n'existe que là où

Digitized by Google

la couche schisteuse est courbée et seulement dans la partie de la courbe qui plonge vers le nord; la partie qui plonge au sud contient bien un peu de biotite, mais elle n'est pas de la cornéenne. Depuis Paliseul jusque Bastogne, partout où on constate une faible inclinaison des schistes vers le nord, ce qui est rare, on trouve de la cornéenne ».

Les faits que nous avons eu l'occasion de constater ne concordent pas avec ceux que M. Gosselet signale dans ces lignes, dirons-nous en laissant pour le moment de côté les points théoriques de la question. M. Gosselet lui-même, à plusieurs reprises, a indiqué la présence de la cornéenne dans des couches inclinées au sud, et il a cherché à expliquer cette anomalie en admettant, hypothétiquement, que ces couches inclinées au sud sont voisines du sommet d'une voûte (VIII, p. 771).

Tout d'abord, nous devons dire que les couches inclinées au nord ne sont pas tellement exceptionnelles que le pense M. Gosselet. On ne comprendrait d'ailleurs pas pourquoi il en serait ainsi, la région étant plissée, et un pli ayant nécessairement deux flancs, il doit y avoir autant de couches inclinées au nord qu'il y en a d'inclinées au sud. Ce qui est vrai, c'est que le clivage schisteux, toujours incliné au sud, et très visible, impressionne malgré lui l'observateur et ferait volontiers croire à une prédominance excessive du pendage midi. Nous avons reconnu aussi que la cornéite fort fréquente, peut se rencontrer, comme les autres types du métamorphisme sporadique, dans les conditions de gisement les plus diverses. De plus, on voit très bien que la cornéite constitue, non pas tant une roche particulière, mais un facies métamorphique surimposé à toutes les roches de la région. Ainsi on trouve des cornéites qui sont manifestement le produit de la transformation du grès. Ce sont les plus caractéristiques et aussi les plus sporadiques. On trouve aussi des quartzophyllades zonaires, plus rares, transformés en cornéite. Nous avons rangé ces deux types de cornéite dans les cas de métamorphisme sporadique à cause de leur évidente localisation, tandis que nous rangeons dans le métamorphisme général le phyllade cornéen produit de la transformation du phyllade en cornéites. Nous l'avons fait parce que ce phyllade est beaucoup plus étendu, mais nous ferons remarquer que la distinction n'est pas tranchée pas plus que celle qui existe entre le métamor-

Digitized by Google

phisme général et le métamorphisme sporadique. Il est une autre réserve qu'il est encore utile de faire. Comme M. Gosselet l'a montré, ce qui caractérise essentiellement la cornéite, c'est le développement de la biotite et du quartz recristallisé dans la roche. De plus, celle-ci se caractérise par certains caractères extérieurs, tels que la compacité, la cassure conchoïdale, la tendance à la structure en boules à écailles concentriques.

Les premiers caractères ne peuvent se reconnaître que par les procédés pétrographiques. Sur le terrain, il faut se contenter des seconds. Il y aura donc lieu, ultérieurement, de compléter l'étude stratigraphique par l'examen en lumière polarisée. Ceci dit, nous décrirons quelques gisements nouveaux et quelques gisements déjà connus sur lesquels nous avons des idées particulières. Nous ajouterons aussi que nous avons observé des quantités d'affleurements présentant de faibles inclinaisons au nord et ne possédant pas le moindre caractère cornéen. Nous ne croyons pas utile de décrire ces observations en quelque sorte négatives.

Gîte n° 20. Neffe.

Dans la tranchée du chemin de fer de Bastogne-Wiltz, on observe dans une tranchée à l'ouest du moulin de la Barbe la coupe suivante (pl. Wardin, n° 55) :

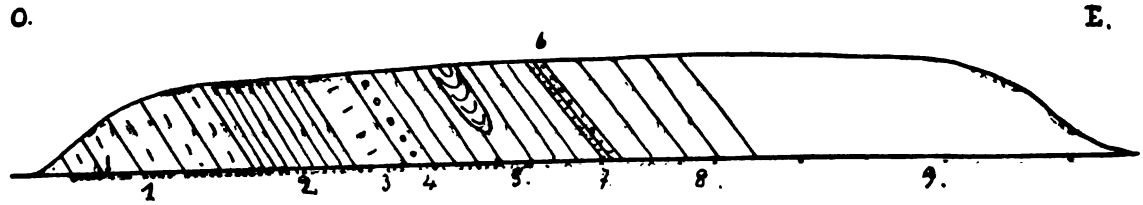


Fig. 34.

1. Grès vert avec filons de quartz (6 mètres).
2. Schiste phylladique terne ou peu luisant (2 mètres).
3. Phyllade gris très altéré.
4. Grès vert un peu stratoïde (0m50).
5. Phyllade noir luisant. Il contient une lentille de cornéite noire extrêmement dure avec une structure à écailles concentriques (3 mètres).
6. Grès vert avec filons de quartz perpendiculaires (0m30).
7. Phyllade noir (0m30).
8. Phyllade et quartzophyllade noir (3 mètres).
9. Alternance de phyllades, de quartzophyllades et de bancs de grès vert (45 mètres)

Digitized by Google

C'est à l'extrémité est de cette tranchée que nous avons prélevé la coupe décrite et figurée page 19 de ce travail, figure 4.

Ces gisements réduits de cornéite établissent une transition entre les gisements de cette roche et ceux de la roche que nous avons appelée quartzitine et qui n'est peut-être qu'une variété de cornéite, car je pense que plusieurs petites lentilles de cornéite figurées dans l'ouvrage l'*Ardenne*, de Gosselet, sont formées de quartzitine. J'ai provisoirement créé ce terme de quartzitine pour montrer qu'il y a, extérieurement, des différences entre les deux roches. L'étude microscopique dira quelle est l'importance de ces différences.

Gîte n° 21. Offagne.

Dans la première tranchée à l'est de la gare d'Offagne, sur le chemin de fer de Bertrix, j'ai levé la coupe suivante (pl. Paliseul, n° 3) :

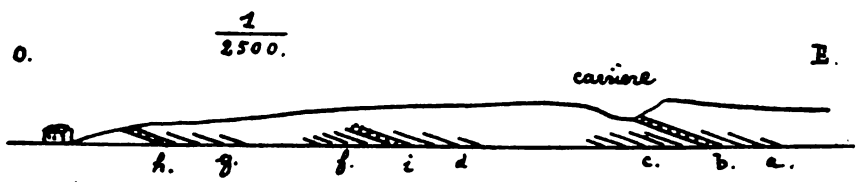


FIG. 35.

GEDINIEN Gd. *a*. Schistes noirâtres, grisâtres ou bigarrés, pailletés.

b. Gros banc de 2 mètres, d'une belle cornéite vert foncé, dégageant au choc une forte odeur de pierre à fusil. Direction nord-60°-est. Inclinaison sud = 20°.

c. Schiste qui, au contact de la cornéite, est encore cornéen, mais zonaire. Il passe vers l'ouest à du schiste gris noirâtre, terne, peu ou pas métamorphique.

d. Mêmes schistes gris noirâtre.

e. Banc de grès argileux jaune verdâtre avec belles lamelles disposées à plat, de muscovite,

f. g. Schistes gris noirâtre.

h. Belle cornéite noire avec lamelles de biotite mordorée visible à la loupe. On y voit un lit renfermant des nodules avellanaires terreux, foncés, manganésifères, avec paillettes d'un minéral à éclat métallique mordoré.

On voit d'après cette coupe, comme d'après la précédente, la localisation de la cornéite, puisque des roches voisines ayant exactement les mêmes allures stratigraphiques ne présentent pas du tout le caractère cornéen. Pour produire la cornéite, il a fallu encore d'autres circonstances, réalisées

Digitized by Google

seulement dans certains bancs de la tranchée. L'affleurement en question se trouve, comme on peut le voir sur la carte, dans une petite voûte secondaire, mais nullement sur le flanc nord de cette voûte. De plus, on voit que pour le banc de cornéite (*b*), la distance à l'axe de la voûte est donc déjà très notable.

Gîte n° 22. Neffe.

Dans la tranchée du chemin de fer Bastogne-Wiltz, à 60 mètres à l'ouest de la borne kilométrique 3, une tranchée montre la coupe suivante (pl. Longchamps, n° 39) :

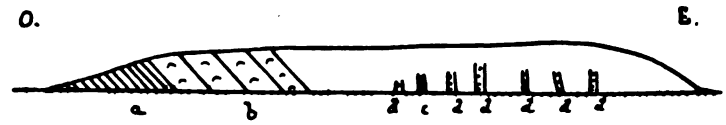


FIG. 36.

a. Phyllade noir, dur, clinoédrique, ilménitifère.

b. Alternance de la même roche avec des bancs de grès verdâtre et avec plusieurs bancs de cornéite noirâtre compacte, à cassure conchoïdale, esquilleuse, à grain très fin et avec tendance à une allure lenticulaire. Ces bancs varient de 0m30 à 1 mètre.

c. Banc de roche amphibolifère du type 2, variété à gros grains.

d. Grès stratoïde, bastonitifère, en bancs aux inclinaisons variant de 70° à 90°. Direction nord-est.

Comme on le voit, la cornéite se trouve ici sur le flanc nord d'un bassin, à moins qu'il n'y ait faille entre les affleurements *b* et *c*. La région où se trouve cet affleurement, région comprise dans la bifurcation des chemins de fer Bastogne-Gouvy et Bastogne-Wiltz, est remarquablement riche en gîtes de cornéite typiques, comme aussi en roches de métamorphisme général ou sporadique.

Gîte n° 23. Moulin de La Flèche.

Ce gîte est situé sur la rive gauche du ruisseau des Alleines, à environ 150 mètres au nord du moulin de La Flèche. Au milieu d'un jeune bois très touffu de résineux, on voit deux rochers dont le plus septentrional présente un remarquable aspect de roche volcanique basaltique (pl. Bertrix, n° 310). La coupe de ce gîte est donnée par Gosselet (VIII, p. 770,

Digitized by Google

fig. 209). Il y représente une voûte surbaissée, dont l'axe passerait par le milieu de la vallée. Je n'ai pas retrouvé l'affleurement de cornéite indiqué sur la rive droite du ruisseau et j'ai constaté que les affleurements ci-dessus indiqués de la rive gauche ne présentent pas du tout l'allure indiquée par Gosselet. C'est ce qui nous engage à en donner la coupe ci-dessous.

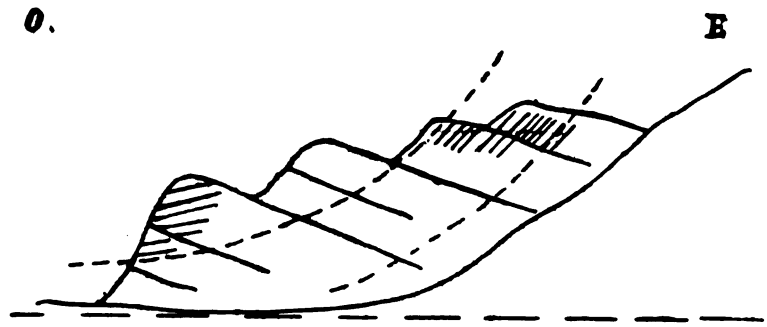


Fig. 37.

Cet affleurement (le rocher le plus au nord) est formé d'une roche noire un peu verdâtre, d'une ténacité excessive, pailletée, à cassure conchoïdale, dégageant au choc une forte odeur de silex. L'affleurement aux contours arrondis est découpé par un joint très visible incliné à l'est d'environ 20° correspondant à l'allure indiquée sur la coupe de Gosselet, mais qui n'est qu'un joint de clivage schisteux peu incliné, comme il en existe seulement dans cette partie occidentale de la zone métamorphique de Bastogne (voir plus haut p. 24). On voit en effet ici, mais non sans de très grandes difficultés, que la roche présente de fines zones gréseuses grises possédant les allures indiquées à ma coupe et qui sont les allures de la stratification. Le rocher méridional est beaucoup moins compact, moins cornéen, quoiqu'il soit évidemment le prolongement des bancs de l'autre rocher. La stratification paraît (?) y incliner de 20° au nord.

Gîte n° 24. Lavatelle.

La région comprise entre Lavatelle et Rechrival, des deux côtés du ruisseau, est remarquablement riche en gisements de métamorphisme

Digitized by Google

sporadique. Au nord et au sud du moulin de Brul, sur les deux rives du ruisseau, on voit des affleurements montrant les plus petits plis que j'aie vus dans la zone de Bastogne. C'est un fait remarquable, en effet, que la région, quoique plissée, montre rarement des plis complets dans un même affleurement. Nous avons déjà figuré précédemment (fig. 14, p. 27) un de ces plis. Nous allons en donner un autre encore plus net, situé dans une carrière, à 40 mètres au nord-ouest du moulin susdit (pl. Sibret, n° 1037).

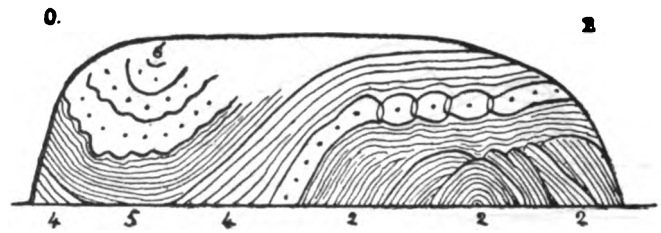


FIG. 38.

2. Phyllade noir ilménitifère, cornéen, passant à la cornéite.
3. Banc de 0m70 de grès vert avec veines de quartz rosé.
4. Phyllade et psammite gris, très micacé (muscovite).
5. Phyllade noir ilménitifère.
6. Grès gris-vert bastonitifère, stratoïde.

La cornéite passe par transition insensible au phyllade cornéen, comme c'est le cas absolument général. Il n'y a pas, en effet, de différence essentielle entre ces deux roches. Le phyllade cornéen résulte de la métamorphose d'un phyllade siliceux, tandis que, vraisemblablement, la cornéite provient de la transformation d'un grès. De plus, le phyllade cornéen est beaucoup plus étendu, plus généralisé, ce qui nous a engagé à le ranger dans la catégorie du métamorphisme général.

Gîte n° 25. Freux-Suzerain.

Dans une carrière en activité, à Freux-Suzerain, dans l'angle formé par la grand'route de Libramont et le chemin de Bougnimont (pl. Sainte-Marie, n° 435), il y a aussi un remarquable gîte de cornéite dans le gedinien (Gd).

Digitized by Google

On y observe aussi de remarquables roches de métamorphisme général et sporadique. Coupe :

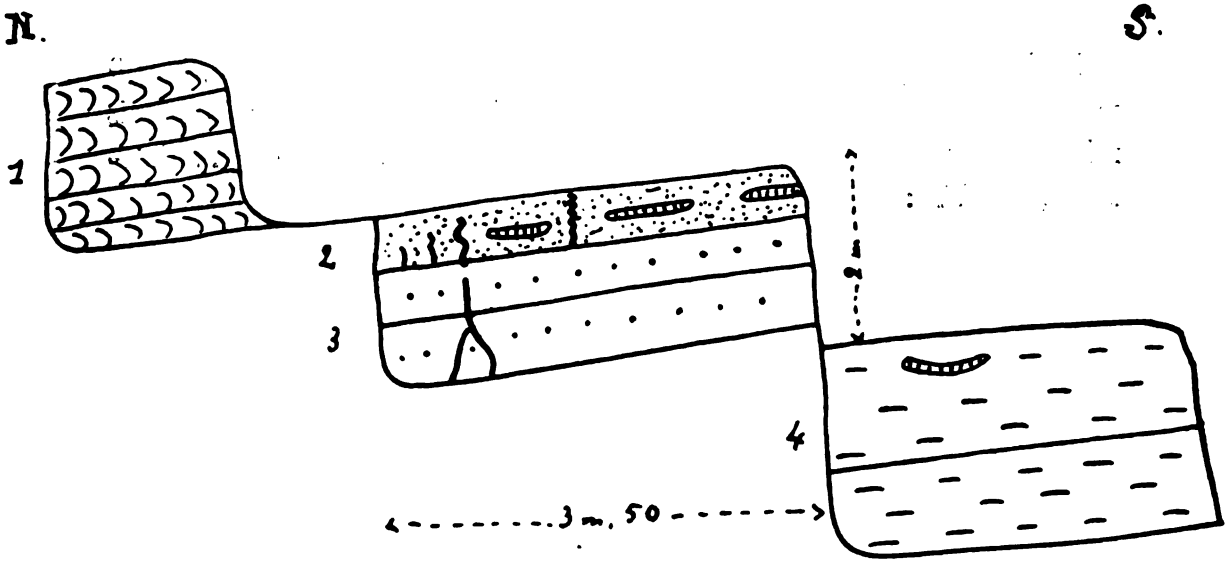


FIG. 39.

GEDINIEN. 1. Cornéite noir grisâtre, pailletée, ilménitifère, en gros bancs ayant une tendance à se débiter en grosses boules. Vers le haut, elle montre des géodes de 0m02 au maximum.

2. Banc de 0m50 de grès quartzeux gris verdâtre avec nodules métamorphiques. J'ai représenté, rabattues sur le même plan, deux coupes de deux parois de la carrière, montrant ce banc avec ses nodules à une échelle plus grande J'ai indiqué la position des échantillons prélevés sur ces nodules. Voici ces coupes :

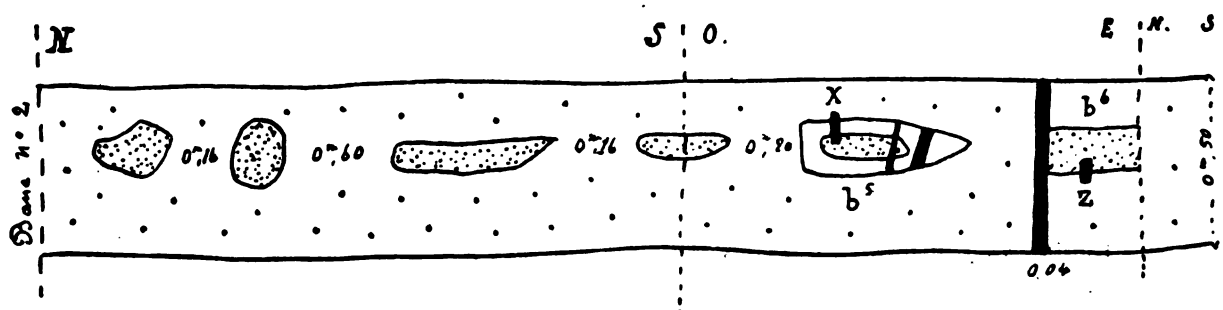


FIG. 40.

3. Grès gris-vert passant insensiblement vers le bas à un quartzite gris noirâtre et verdâtre. Vers le haut, le grès est grenu, micacé, à joints bronzés. Direction est-45°-sud.

4. Schiste siliceux compact, gris-bleu, avec grands octaèdres d'aimant. Vers le haut, on y observe un nodule de 0m55 de long sur 0m008 d'épaisseur de cornéite vert foncé, comme celle de Serpont, et ressemblant davantage à la cornéite qu'à la quartzitine.

b^5. Nodule présentant une auréole noir verdâtre se fondant assez graduellement dans la roche encaissante et un noyau foncé brun que je ne sais à quel type rattacher, pas plus que ses voisins.

b^6. Filon de quartz avec oligiste spéculaire, malachite, cuprite, chlorite, feldspath et dendrites de manganèse.

X, Z. Échantillons prélevés.

Digitized by Google

9. — Type n° 3. Quartzitine.

Gîte n° 26. Renaumont.

Le long de la route qui sort de Renaumont vers le sud-ouest, à 400 mètres des dernières maisons, il y a une ballastière dont trois parois rabattues sur un même plan nous ont fourni la coupe suivante (pl. Sainte-Marie, n° 477):

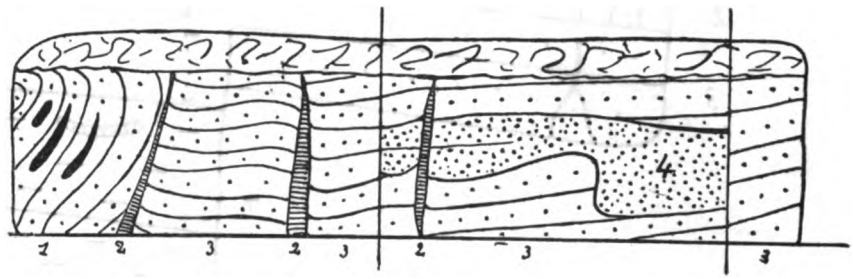


Fig. 41.

1. Grès stratoïde avec nodules de quartzitine passant insensiblement au grès encaissant.
2. Filons de quartz avec bastonite.
3. Grès gris stratoïde.
4. Nodule considérable de quartzitine, typique, noirâtre, à éclat gras. Sa forme bizarre est due à ce fait, que l'exploitation l'a entamé sur plusieurs plans. Si on enlevait la mince paroi de grès qui masque le nodule vers le bas, dans sa moitié sud, il aurait un aspect lenticulaire plus régulier.

Il est important de faire remarquer que, dans cette carrière, les nodules métamorphiques paraissent antérieurs aux failles qui découpent la masse. Cela est déjà très visible pour la partie sud de la carrière, et la chose est évidente pour la faille remplie de quartz qui coupe la partie sud du gros nodule et y produit un rejet.

10. — Type n° 2. Quartzite amphibolifère.

Ce type présente, comme nous l'avons dit, deux variétés. La première est très abondante. On pourra trouver deux excellents types de gisement de cette roche dans la figure 33, page 70, auréole du nodule, et dans la figure 20, page 56, où cette roche forme une couche à la base du nodule.

Digitized by Google

C'est d'ailleurs un fait fréquent pour ce genre de roche, de former l'auréole d'autres nodules.

La seconde variété de cette roche est remarquable par la présence d'une texture à gros grains. Nous en donnons ci-après un exemple.

Gîte n° 27. Chenet.

Une carrière située à environ 600 mètres au sud-ouest de Chenet, un peu au sud du chemin de Romdu au Bois de Wavre (pl. Sainte-Marie, n° 532), m'a fourni la coupe suivante :

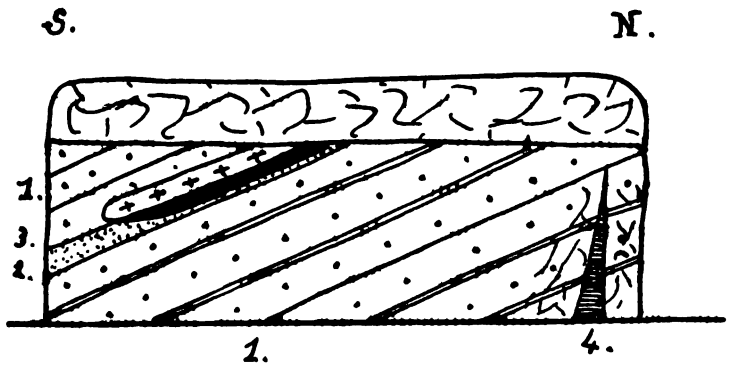


FIG. 42.

1. Grès stratoïde alternant avec de minces couches de quartzophyllade zonaire. Inclinaison sud-est — 40°. Direction nord-50°-est.
2. Couche de 0m05 de grès schisteux zonaire.
3. Nodule de quartzite amphibolique à texture pisaire, donnant même vers le haut des nodules avellanaires. Limite très nette. Longueur visible : 2 mètres; épaisseur : 0m25. A sa base, il montre une couche de 0m07 au maximum de quartzite amphibolique du type 2 ordinaire, noir, empiétant manifestement sur la couche n° 2.
4. Filon de quartz dans une zone un peu disloquée.

11. — TYPE N° 1.

Ce type, fort fréquent, nous a fourni pas mal de coupes, mais aucune n'est plus intéressante que celle que nous avons déjà représentée page 55, figure 19.

Digitized by Google

CHAPITRE V.

Description du gisement des roches du métamorphisme général.

Les roches du métamorphisme général n'étant pas autre chose que des roches sédimentaires ordinaires dont les caractères lithologiques seuls ont été modifiés par le métamorphisme, sans que celui-ci altère leurs conditions de gisement, ces conditions dépendent donc uniquement et du mode de formation de ces roches et des actions tectoniques ultérieures qui les ont bouleversées. Pour connaître le mode de gisement des roches les plus étendues de ce métamorphisme, les roches à ilménite, biotite, bastonite par exemple, il suffira de se reporter au chapitre II de la première partie (p. 10) où j'ai parlé de la structure générale de la région, ainsi qu'aux coupes de la planche II et de la planche III destinées à illustrer cette structure. Quant aux détails, on les trouvera dans chacune des coupes figurées dans le corps de ce travail, presque toutes ces coupes montrant l'allure des roches du métamorphisme général.

Parmi les roches du métamorphisme général, il en est cependant que nous avons signalées comme beaucoup moins étendues, plus localisées, faisant en quelque sorte transition avec les roches sporadiques et qui par cela même méritent d'être décrites spécialement. Ce sont les roches à ottrélite, séricite, phyllite et feldspath, qui sont en effet localisées sur le pourtour oriental du massif cambrien de Serpont.

Il y a surtout trois localités où ces roches remarquables ont été observées et décrites par mes prédécesseurs : Séviscourt, Freux et Remagne.

Je n'ai pas étudié en détail la région de Séviscourt, une des plus curieuses, mais les courses que j'ai pu y faire en compagnie de M. Malaise, chargé du levé de la planchette de Bras, m'ont montré que, malheureusement, la rareté et le mauvais état des affleurements ne permettent guère de se faire une opi-

Digitized by Google

nion motivée. Restent les deux autres localités qui se trouvaient dans ma sphère d'action. A Remagne, il y a deux centres de métamorphisme dont le plus remarquable est au moulin de Remagne. Ici encore, l'état des lieux ne permet guère d'observation un peu continue, et je n'ai pas eu la même chance que mes devanciers. Beaucoup d'affleurements et de roches qu'ils ont observées ne sont plus visibles, et je n'ai rien de bien neuf à signaler. M. Gosselet a maintes fois décrit ce remarquable coin, et il en a donné une description étendue accompagnée d'une coupe dans son grand ouvrage sur l'Ardenne (VIII, p. 782, fig. 214). L'étude de la région m'a convaincu qu'elle est plus tourmentée que ne le pense M. Gosselet, qui, dans sa coupe, figure les roches régulièrement inclinées au sud, sans y indiquer même le passage de sa faille de Remagne. On voit en effet, au moulin de Remagne, tant sur la rive droite de l'Ourthe que sur la rive gauche, que la direction des roches présente de nombreuses variations, au point qu'au milieu de directions presque est-ouest, il s'en trouve d'autres nord-sud. C'est ainsi notamment que la célèbre arkose sériciteuse de Remagne paraît décrire une courbe autour du moulin, courbe déjà décrite par Dumont. Il m'a semblé qu'il y avait là au moins deux petites voûtes à ennoyage incliné à l'est et qui font partie de la grande voûte que décrit le gedinien supérieur en cet endroit autour de la voûte des schistes bigarrés (Gc) de Bras. On se rendra compte de cette allure en se reportant à la coupe figure 3 de la planche III, où j'ai représenté l'allure générale de la région de Remagne, allure rendue malheureusement fort hypothétique par les grandes lacunes d'observation.

En comparant les coupes figure 3 et figure 4 de la planche III avec les trois coupes de la planche II, on verra que la région de Remagne et celle de Freux, situées dans la partie méridionale de la voûte centrale de l'Ardenne, présentent une allure un peu plus bouleversée que celle que l'on peut voir plus à l'est dans la zone correspondante.

Il existe encore à Remagne une autre région métamorphique, celle de la chapelle Notre-Dame de Lorette, où l'état des lieux m'a permis des observations plus sérieuses. On pourra voir sur la figure 3 de la planche III l'allure générale de ce petit coin, et je donne ici, à une échelle plus grande, la

Digitized by Google

coupe, rabattue sur un même plan, des affleurements visibles dans le coude de la vallée de l'Ourthe en cet endroit (Gedinien supérieur Gd).

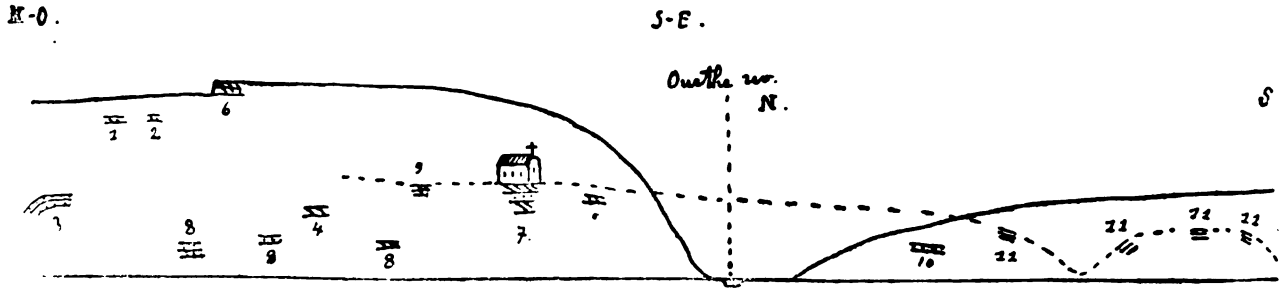


FIG. 43.

Affleurement n° 1. Rocher d'une sorte de cornéite vert foncé, sale, mais se débitant en plaquettes, avec cristaux noirs (ottrélite ?).
Id. n° 2. Roche plus feuilletée, ondulée, dure, à cassure esquilleuse, grenue, ottrélitifère.
Id. n° 3. Carrière en activité. Coupe de la paroi nord.

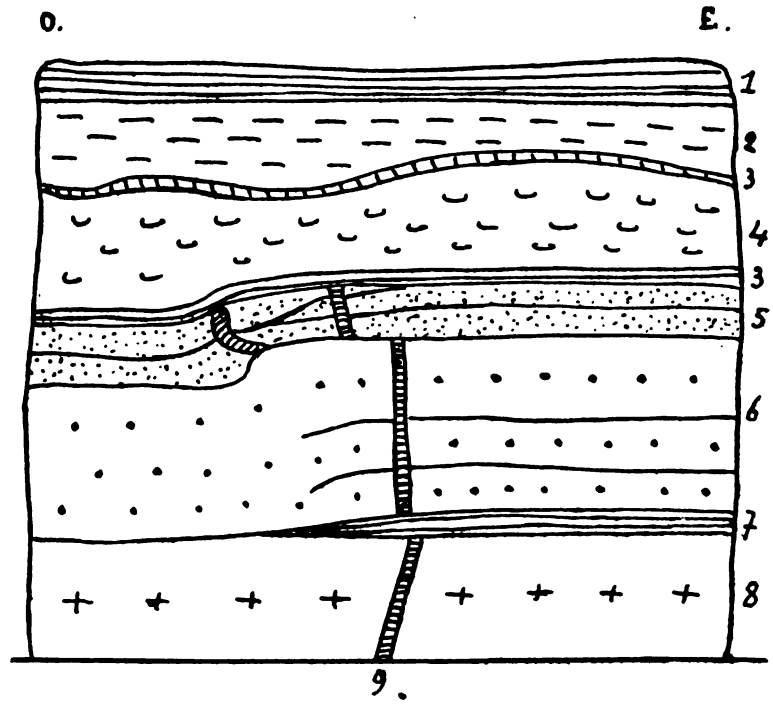


FIG. 44.

1. Phyllade luisant dur et vert.
2. Quartzite gris-vert, très vitreux (0m25).
3. Phyllade luisant (0m05 et 0m02).
4. Quartzite gris-vert avec taches de malachite (0m40).
5. Quartzite gris-vert avec gros cristaux de feldspath. On y observe de petits points durs qui sont peut-être

Digitized by Google

des grenats, des enduits de malachite et des joints sériciteux, et dans cet état, la roche ressemble à s'y méprendre à celle du gîte à spessartite de la recherche de cuivre de Salm-Château. On y remarque aussi des noyaux de phyllade sériciteux, et, par places, l'abondance des joints sériciteux, phylladeux, englobant des grains de quartz et de feldspath, fait passer la roche à une véritable arkose que je suis porté à considérer comme l'équivalent de l'arkose de Remagne.

6. Quartzite gris. Direction est-15°-sud. Inclinaison nord = 15°.
7. Phyllade luisant.
8. Quartzite porphyrique avec gros cristaux de feldspath.
9. Veines de quartz.

D'après cette coupe, il nous semble impossible de douter de la nature originellement clastique du quartzite porphyrique.

Affleurement n° 4. Rocher où l'on voit 3 mètres de phyllade verdâtre, ottrélitifère, dur, surmontant 1 mètre de quartzite gris-vert. Direction est-35°-sud. Inclinaison sud = 20°.

Id. n° 5. Rocher formé de bancs phylladeux minces englobant des bancs d'arkose porphyrique. Dans cet affleurement comme dans les suivants, il y a un clivage schisteux : inclinaison sud = 60° à 70°.

Id. n° 6. Rocher de phyllade vert ottrélitifère alternant avec du quartzite vert.

Id. n°s 7 et 9. Rocher sous la chapelle. Bancs ondulés. Direction est-50°-sud. Inclinaison nord-est = 25°. Alternance de phyllades durs, luisants et de quartzite vert. Chose tout à fait remarquable, le clivage n'affecte pas les bancs phylladeux mais bien les bancs de quartzite.

Id. n° 8. Quartzite vert.

Id. n° 10. Quartzite vert schisteux.

Id. n° 11. Phyllade dur, ottrélitifère. Direction est-ouest.

D'après cela, on voit que l'on se trouve en présence d'un plissement du même complexe de phyllade et de quartzite, lequel quartzite passe progressivement vers le nord-ouest à une arkose porphyrique.

Dans la région de Freux, on rencontre de nombreux affleurements formant deux bandes d'arkose qui convergent l'une vers l'autre pour se réunir vraisemblablement sous la colline entre Notre-Dame de Lorette et Freux-Ménil. Nous considérons cette arkose comme le correspondant de celle de Bras et nous pensons qu'elle forme voûte isoclinale sur la pointe orientale de la voûte des schistes bigarrés de Bras, comme nous l'avons figuré sur la coupe figure 4 planche III. L'allure de ces bandes ne permet pas de les considérer comme le prolongement de l'arkose de Remagne, que nous regardons comme plus récente et formant des amas locaux dans les schistes de Saint-Hubert. (Dumont, dans ses notes de voyage, la considère comme l'équivalent de l'arkose du moulin de Fétrogne, ce qui est inexact, celle-ci étant de l'âge des schistes bigarrés Gc). L'arkose de Freux est exploitée comme sable dans de

Digitized by Google

nombreuses carrières. Nous donnons ici la coupe d'une de ces carrières (Gedinien sup. Gd) (Pl. Sainte-Marie, n° 369).

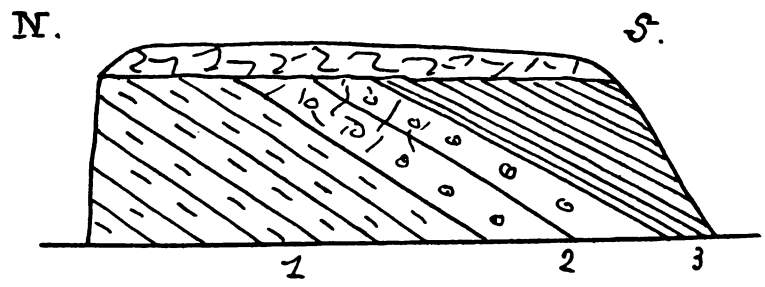


FIG. 45.

1. Arkose à gros grains, blanche, friable, arénacée.
2. Arkose à gros grains de quartz hyalin enveloppés dans un ciment nacré blanc, sériciteux, onctueux au toucher. La roche renferme de belles aiguilles, des fragments de tourmaline noire et des cailloux arrondis noirs qu'il serait intéressant d'étudier. Inclinaison sud = 30°. Direction nord-30°-est.
3. Alternance de schistes sableux rouges et de minces strates d'arkose à petits grains. Il y a dans la carrière un clivage schisteux peu apparent, un peu plus incliné que les bancs.

Les roches, comme dans tous les autres affleurements de cette arkose, ont un aspect hautement cristallin, qui provient surtout, je pense, de la nature très cristalline des matériaux évidemment clastiques qui la composent.

CHAPITRE VI.

Distribution géographique du métamorphisme sporadique.

Pour permettre de saisir d'un coup d'œil d'ensemble la répartition des gîtes du métamorphisme sporadique, j'ai pointé sur la carte de la planche I tous les gîtes actuellement connus. Vu la difficulté qu'il y a à reconnaître macroscopiquement la cornéite, je n'ai représenté sur la carte que les gîtes les plus caractéristiques. Il y en a certainement beaucoup d'autres.

En examinant la carte, on voit immédiatement que la ligne qui délimite la zone où sont renfermés ces gîtes, décrit une ellipse très allongée et assez régulière, ayant environ 53 kilomètres de longueur (Bourcy-Fays-les-Veneurs) sur 9.6 kilom. de largeur maximum (Flamierge-Sibret). Sous ce rapport

Digitized by Google

donc, les recherches n'ont pas sensiblement modifié la forme et les dimensions de la zone métamorphique telles que les définissait A. Dumont il y a près de soixante ans (II, p. 311). Cela nous permet de croire que des recherches nouvelles n'apporteront pas de changements notables à cette forme qui peut être donc considérée comme acquise. Dans la zone telle que nous l'avons tracée sur la carte, il semble au premier abord qu'il y ait des centres de concentration des gîtes dans le sens de la longueur de l'ellipse. Je ne sais si cette concentration est réelle. Elle peut tenir à des circonstances qui n'ont rien à voir avec le métamorphisme. Je citerai à cet égard : 1° La plus grande abondance des gîtes dans les vallées que sur les plateaux, parce qu'il y a plus d'affleurements dans les vallées; 2° Le voisinage de fortes agglomérations habitées provoquant l'ouverture de nombreuses carrières; 3° La perfection plus ou moins grande du travail des observateurs dont les résultats sont résumés sur cette carte. La pauvreté en gîtes de l'extrémité ouest et sud-ouest de la zone tient très probablement à cette cause (voir à ce sujet ce que je dis dans l'annexe n° 3). Il y a une concentration de gisements qui me semble mieux fondée : c'est celle qui se remarque le long du grand axe de l'ellipse par rapport aux zones périphériques de la région. Les gîtes sont surtout beaucoup plus nombreux le long d'une ligne légèrement courbe qui constitue ce grand axe, et ils deviennent de plus en plus clairsemés quand on s'écarte de cette ligne dans des directions perpendiculaires, vers les bords de l'ellipse.

Nous allons étudier maintenant la répartition des différentes roches du métamorphisme sporadique dans la zone de Bastogne. A cet égard, on constate de très grandes différences entre les différents types de roches. Les unes sont très répandues, les autres sont excessivement localisées. Voici quelle est la répartition :

Types 1, 2 et 5. Ce sont par excellence les types abondants et répandus. On les trouve dans toute l'étendue de la zone, fréquemment même dans les mêmes affleurements, voire dans le même nodule. Les facies lithologiques n'ont aucune influence sur ces trois types, car on les trouve en égale abondance dans tous les facies du taunusien. Il n'en est pas de même de la question d'âge. Le Gedinien ne paraît pas renfermer de gîtes de métamor-

Digitized by Google

phisme sporadique autres que ceux de cornéite ainsi que ceux de grenat du moulin de Remagne et de Freux-Suzerain (gîte n° 25). Le gîte de Remagne n'est pas assez connu pour qu'on puisse en parler comme je l'ai déjà dit. Quant à celui de Freux-Suzerain, il se rapproche extérieurement beaucoup du type n° 5, mais n'est pas connu exactement. Pour expliquer la rareté relative des gîtes du métamorphisme sporadique dans le Gedinien, on peut faire remarquer que le Gedinien est fort peu entamé par l'ellipse du métamorphisme en question.

Type 3. Ce type, moins répandu que les précédents, se trouve surtout dans les régions centrales de la zone. Il paraît faire défaut aux deux bouts de l'ellipse. Il est plus fréquent dans les roches du facies de Sainte-Marie.

Type 4. La cornéite paraît exister très abondante dans toute la zone, surtout si l'on n'en sépare pas le phyllade cornéen, ce qui est logique. La cornéite typique est cependant plus abondante dans le Gedinien et dans le facies de Bertrix surtout. Il me semble qu'il y a moins de gîtes de cornéite sur le bord sud de la zone que sur le bord nord, surtout au centre et à l'est.

Type 6. Ce type, assez rare, est cependant très étendu, car je l'ai trouvé depuis Bastogne jusque en un point situé entre Blanche-Oreille et Acremont.

Type 9. On peut en dire à peu près autant de ce type dont Dumont a décrit des gisements allant de Bastogne à Bertrix.

Type 10. Nous entrons ici dans les gîtes fort localisés. Ce type remarquable est, en effet, entièrement concentré dans les roches du facies de Sainte-Marie et jusque maintenant je n'en connais que sept gîtes tous situés dans l'angle nord-est de la planchette de Recogne et formant, au sud-est de la gare de Libramont, une région ovale de 2,800 mètres dans le sens est-ouest sur 1,600 mètres dans le sens nord-sud. Rien dans les roches encaissantes n'explique cette localisation si spéciale.

Type 11. Je ne connais pas encore d'autre gisement que celui que j'ai

Digitized by Google

décrit du Bois de Coret à Libramont (gîte n° 15), à moins que la roche à ottrélites moyennes du moulin de Remagne, qui ressemble tout à fait à ce type, puisse lui être rapportée, ce que je ne puis décider en l'absence de renseignements sur les conditions de gisement à Remagne.

Type 8. Je ne connais que deux gîtes de cette roche. Celui que j'ai décrit et un autre situé à 3,600 mètres presque exactement à l'est du premier sur la rive gauche de l'Ourthe, le long de la chaussée romaine (pl. Sainte-Marie, n° 377).

Type 7. Je ne connais d'autre gisement de cette belle roche que celui que j'ai décrit, de Nimbermont (gîte n° 18).

CHAPITRE VII

Distribution géographique du métamorphisme général.

Sur la carte planche 1, j'ai délimité la zone dans laquelle on observe les effets du métamorphisme général. Le tracé de la limite de cette zone n'a aucune prétention d'exactitude absolue parce que cette exactitude est presque impossible à atteindre. En effet, la séparation entre les roches transformées et celles qui ne le sont pas n'est pas facile à saisir parce que cette différence n'est pas tranchée mais graduelle dans l'aspect des roches et que le passage s'établit par alternances. Suivant le grand axe de la zone de Bastogne, les roches sont nettement métamorphiques et les cristaux de seconde formation y sont grands et bien visibles. En s'avançant vers la périphérie de la zone, les roches reprennent graduellement leurs caractères originels et les cristaux de métamorphisme diminuant de plus en plus, cessent en fin de compte d'être visibles. C'est à cet endroit que j'ai fait passer la limite, mais rien ne dit qu'au microscope, on ne découvrirait pas encore au delà, des produits de métamorphisme. De plus, à côté de cette transformation graduelle, il y a encore une transformation par alternances. Des roches nullement métamorphiques s'intercalent au milieu des autres, et devenant de plus en plus

Digitized by Google

abondantes, vers la périphérie, finissent par prédominer; mais en dehors de la limite tracée, il peut encore exister des îlots de métamorphisme, comme en dedans de la limite, il existe de nombreux îlots non métamorphiques.

Sous le bénéfice de ces réserves, on peut voir sur la carte que le métamorphisme général se concentre dans une zone ayant, en gros, la même forme que la zone du métamorphisme sporadique. Cette dernière est seulement moins étendue que l'autre, celle-ci l'enveloppant partout et la débordant presque partout de 1 à 2 kilomètres en moyenne, fait déjà signalé par Dumont (II, p. 311).

Cependant dans certains endroits situés sur une droite est-ouest passant par Bastogne, la limite des deux zones coïncide à peu près, aussi bien au nord qu'au sud.

Enfin, il est bon de signaler aussi un important fait de distribution géographique de ce métamorphisme, c'est que, d'une façon générale, les roches à base d'argile sont beaucoup plus sensibles aux métamorphisme que les roches siliceuses. Ainsi, en allant de l'axe de transformation maximum vers la périphérie, on voit que les grès perdent beaucoup plus vite leur caractère métamorphique que les schistes et phyllades, et d'autant plus qu'ils sont plus purs. Certains grès blancs très purs se montrent même presque inaltérés au centre de la zone.

Nous allons décrire maintenant, pour chacun des minéraux de ce métamorphisme, sa répartition géographique détaillée.

1° Bastonite.

La bastonite est par excellence le minéral le plus répandu dans la zone de Bastogne, et il l'est peut-être encore plus qu'on ne le pense, si, comme A. Renard en a émis la supposition, beaucoup de lamelles attribuées à la chlorite sont, en réalité, de la bastonite. En tout cas, ce minéral existe dans toute l'étendue énorme occupée, dans la zone, par le taunusien inférieur. Il est d'autant plus abondant qu'on est plus près de l'axe de la zone métamorphique. Il diminue rapidement et disparaît vers les bords de la zone.

Digitized by Google

2° Ilménite.

L'ilménite est aussi un minéral bien caractéristique et bien répandu de cette zone. On le trouve surtout dans le facies de Bastogne du terrain taunusien inférieur, et dans le phyllade ardoisier du taunusien supérieur. En général, c'est un minéral des roches noires. Ainsi on le trouve dans le facies des phyllades gris de Sainte-Marie, dans la partie supérieure qui est grise ou noirâtre, mais il fait défaut dans la partie inférieure, qui est verdâtre, et passe au facies des schistes verdâtres de Bertrix. Somme toute, il s'étend dans toute la partie de l'ellipse à l'est du plan de coupe n° 3. A l'ouest de ce plan, il s'étend approximativement jusque vers Morhet, où il est limité par une ligne descendant du nord au sud et fortement dentelée. Il s'étend ensuite en une bande continue le long du bord sud de la zone, empiétant de plus en plus sur le phyllade ardoisier d'Alle. Il ne dépasse pas Fays-les-Veneurs vers le nord et se perd graduellement vers l'ouest entre Nollevaux et Bellevaux. Sa limite méridionale et, par conséquent, la limite méridionale de l'ellipse du métamorphisme général n'a guère de valeur dans cette région et même plus à l'est, vu les alternances considérables que l'on observe par là. Les roches ilménitifères ne forment plus, en effet, vers le sud que de minces bandes intercalées au milieu du taunusien supérieur, et la limite tracée est une sorte de moyenne arbitraire.

Chose remarquable, la roche à grandes ilménites, dont nous avons signalé plus haut l'existence, s'observe presque sur les bords de la zone, à Tillet et à Grande-Rosière, donc au nord et au sud sur une droite à peu près à angle droit avec l'axe d'allongement de la zone.

Pour le reste, l'ilménite se montre en cristaux nombreux et volumineux, comme la bastonite, surtout au voisinage du centre de la zone.

3° Biotite.

La biotite occupe la partie occidentale de la zone et tout le reste de la surface du taunusien inférieur non occupée par l'ilménite. La difficulté de la distinguer de l'ilménite rend naturellement la limite entre les deux miné-

Digitized by Google

raux douteuse jusqu'au moment où on pourra la tracer d'après l'étude au microscope, surtout qu'au contact la biotite est en très petits cristaux dont la présence ne se décèle que par le reflet brillant à la lumière du soleil. Dans les environs de Bertrix et entre Offagne et Fays-les-Veneurs, on voit de minces bandes de schistes gris-vert remplis de biotite en cristaux plus volumineux.

4° Clinoèdres.

La distribution des roches à cavités clinoédriques est à peu près la même que celle de l'ilménite, sauf que ces cavités sont fort rares dans la bande ilménitifère qui s'étend sur le bord sud de la zone et qu'elles font tout à fait défaut dans le taunusien supérieur. J'ai trouvé un petit îlot de ces roches au nord-est de Jehonville, loin de toutes roches semblables. Les clinoèdres sont surtout abondants dans le bout oriental de la zone, à l'est de Sibret. Dumont et, après lui, Gosselet avaient cru remarquer que les roches à clinoèdres formaient deux bandes symétriques l'une au nord, l'autre au sud de la voûte de l'Ardenne, vers Bastogne. Il y a bien, en effet, dans les bandes en question une abondance marquée des clinoèdres dans les quartzophyllades zonaires compacts qui composent ces deux bandes bordières de la voûte, mais les clinoèdres ne sont nullement localisés dans ces deux bandes. Dans la région de Sibret, Bastogne, Michamps, les clinoèdres se rencontrent en abondance jusque en plein axe de la voûte centrale de l'Ardenne, partout où existe le phyllade cornéen et le quartzophyllade zonaire qui sont les gîtes préférés de ces cavités. On s'en convaincra en lisant la description de plusieurs gîtes sporadiques décrits dans ce travail.

5° Muscovite.

La muscovite métamorphique n'est pas abondante dans la zone, mais on la trouve dans toute son étendue et dans tous les facies, tout particulièrement dans le facies de Sainte-Marie. Elle se trouve dans des roches qui forment des sortes de petites taches au milieu des roches métamorphiques précédentes. Il y a cependant une petite région où la muscovite domine seule : c'est au sud-est, au sud et au sud-ouest de Libramont.

Digitized by Google

6° Ottrélite.

L'ottrélite, comme nous l'avons dit, est un minéral surtout localisé sur le pourtour est et nord-est du massif cambrien de Serpont. Elle n'existe que dans le terrain gedinien et le cambrien.

La variété à grandes lamelles n'a encore été rencontrée qu'à l'état de blocs éboulés dans une prairie du château de Séviscourt, à 480 mètres au nord de la borne 5 et le long du bord ouest de la grand'route de Libramont à Freux. On en retrouve encore des traces à l'est et à l'ouest de ce point, suivant une direction est-ouest et accompagnée de schistes sériciteux à ottrélites moyennes et formant une bande que MM. Gosselet et Malaise considèrent comme pincée entre deux languettes de terrain cambrien.

On rencontre aussi l'ottrélite en petites paillettes dans des phyllades noirs rapportés au gedinien par MM. Gosselet et Malaise.

Enfin, il y en a encore dans de remarquables roches nacrées, sériciteuses, dans une bande à peu près est-ouest qui part du sud du Bois Golo sur la lisière occidentale de la planchette de Sainte-Marie, passe à environ 800 mètres au sud de l'église de Séviscourt, puis, abandonnant le gedinien, pénètre dans le cambrien de Serpont et vient se terminer dans le Bois de Séviscourt. Dans le gedinien, l'ottrélite est en petites paillettes parfois prismatiques allongées, tandis que dans le cambrien elle est en lamelles moyennes remarquables par leur forme rhomboïdale.

Enfin, l'ottrélite existe également dans la région de Remagne. Elle se présente en belles lamelles moyennes rhomboïdales, au moulin de Remagne, où je n'ai malheureusement pu l'observer qu'en blocs éboulés sur la pente. Enfin, elle forme une bande assez continue dans du schiste siliceux vert dur avec ottrélite mal définie, au sud du moulin de Remagne, d'où elle passe par des ondulations jusqu'à la chapelle de Lorette, qu'elle entoure complètement (voir la coupe fig. 3 et 4, planche III, et la fig. 43, p. 82). On en trouve un petit massif isolé, à l'état d'éboulis accompagnant, comme à la chapelle de Lorette, le quartzite porphyrique, contre et au sud de la route Saint-Hubert à Martelange, en face de la borne 11.

Digitized by Google

Il y aura lieu de voir par l'étude micrographique si les paillettes qui brillent dans les schistes à Moircy et plus au nord et à l'ouest, sont de l'ottrélite ou de la magnétite.

7° Aimant.

L'aimant remplit les schistes verts gediniens en deux régions : celle de Freux-Remagne et celle incomparablement plus étendue et moins définie des schistes du canton de Paliseul.

Dans la première région, les octaèdres de magnétite commencent à se montrer dans une large bande de schistes verts, à l'ouest de Freux. Cette bande très ondulée (voir coupe fig. 4, pl. 3), traverse la grand'route de Libramont à Baconfoy, depuis Freux-Suzerain jusque Freux-Ménil, se dirige de là vers l'est, passe au sud du moulin de Remagne, puis, par des ondulations serrées, monte vers le nord en passant entre le moulin et le village, passe à l'est de la chapelle de Lorette, puis, se repliant vers l'ouest, passe à Jenneville. Elle se poursuit jusqu'au moment où la rencontre des Bois de Lambert-Fays et de Freyr empêche de la suivre. L'aimant est abondant et en gros octaèdres dans la bande du midi, plus petit et clairsemé partout ailleurs. Ces roches aimantifères, qui constituent là la partie supérieure du gedinien, comme à Paliseul, exécutent donc une courbe concentrique enveloppant la voûte d'arkose de Freux et de schistes bigarrés (Gc) de Bras.

Dans la région de Paliseul, l'aimant, dont l'origine métamorphique n'est nullement démontrée, se présente surtout abondant et en octaèdres volumineux, autour de Paliseul. Même dans cette région, il ne se présente que sporadiquement, par taches, au milieu des roches du gedinien supérieur. Au nord et à l'ouest de Paliseul, il forme, d'après les levés de MM. Dormal et Malaise, et cela jusque bien loin des limites de notre carte, de semblables taches parmi lesquelles nous citerons celles d'Anloy, de Glaireuse, de Libin, de Haut-Fays, de Bièvre, de Redu, d'Opont, de Maissin et de Transinne (1).

(1) D'après les notes de voyage d'A. Dumont, il y aurait aussi des roches aimantifères à Louette-Saint-Denis, à Naomé, à Baillaumont, à Mogimont, à Vresse, à Mellier-Fontaine, à Framont.

Digitized by Google

La limite que nous avons tracée sur notre carte n'englobe qu'une partie de ces taches de roches aimantifères et n'a donc qu'une valeur très relative.

8° Quartz.

Avec le quartz, nous entrons dans des roches déjà fort localisées.

Le grès saccharoïde forme le sous-sol d'une toute petite région située tout près de Magerotte, à l'ouest et au sud-ouest.

Le quartzite gras se rencontre dans les gisements des plus métamorphiques des environs de Sibret et de Morhet.

Le phyllade cornéen se rencontre dans toute l'étendue occupée par les roches du facies de Bastogne, et aussi là où le métamorphisme est au maximum.

9° Sericite.

La séricite abondante, bien visible et donnant aux roches un caractère particulier, se rencontre dans la région de Séviscourt accompagnant l'ottrélite dans les bandes que nous avons signalées. Elle se trouve aussi des plus abondantes, dans la région de Freux et de Remagne. Là, elle accompagne les arkoses de Remagne et de Freux, les quartzites porphyriques et certains schistes qui avoisinent les roches précédentes. Naturellement, ces roches sériciteuses constituent deux bandes concentriques, formant voûtes emboîtées. La première, la plus ancienne, est celle de l'arkose de Freux, que l'on commence à voir apparaître à 1 kilomètre à l'ouest de Freux-Ménil, sur la route de ce village à Vesqueville. La bande passe dans le village de Freux-Ménil, où elle est visible dans plusieurs exploitations, traverse le ruisseau de Freux, passe dans l'angle nord-ouest du grand plateau qui sépare Freux de Remagne et où il y a de nombreuses exploitations; se replie sur elle-même et reprend la direction ouest, retraverse le ruisseau, se montre dans des exploitations dans le Bois de la Haye et cesse d'être visible plus à l'ouest à cause des Bois de Freux. C'est sur la pente nord de l'extrémité nord-ouest du plateau précité, à l'extrémité sud d'un chemin venant de Moircy, que j'ai

Digitized by Google

trouvé les éboulis des remarquables roches sériciteuses que j'ai signalées précédemment.

La seconde bande, plus récente, d'arkose de Remagne, n'est vraisemblablement formée que de lentilles discontinues. J'en ai observé des traces à l'ouest de Freux-Suzerain, puis elle passe au moulin de Remagne, qu'elle entoure d'une courbe semi-circulaire. On la retrouve très bien caractérisée sur le flanc nord de la voûte, sur la rive gauche du petit vallon qui sépare Moircy du Bois de la Haye. J'en ai vu des traces sur la rive droite de l'Ourthe, en face de Jenneville et près de la grand' route de Saint-Hubert à Martelange, près de la borne 11.5.

10° Phyllite.

Nous ne nous occuperons naturellement que de ces roches gediniennes où l'abondance d'un minéral phylliteux a produit un éclat vif et luisant et que nous avons appelées *phyllades luisants du moulin* (de Remagne).

Quant aux schistes tachetés, leur extrême localisation ne permet pas d'en dire plus que nous ne l'avons fait au chapitre III.

Les phyllades luisants forment une assise remarquable que, d'après leurs allures, nous considérons comme intercalés entre l'arkose de Freux et celle de Remagne. Ils doivent donc suivre toutes les évolutions de ces deux niveaux du gedinien. Ainsi, on les voit superposés à l'arkose de Freux, dans la carrière située dans la bifurcation du chemin de Freux-Ménil vers le château du Bois de Freux, d'avec la grand' route de Libramont. On les retrouve, ensuite, formant une série de beaux rochers sur la rive gauche de l'Ourthe, à quelques mètres en aval du chemin qui mène du moulin de Remagne vers le sud-ouest. On les retrouve fortement plissés, froissés, dans les carrières de la rive droite au coude de la montagne, en face du moulin. Enfin, on les voit sur le flanc nord de la voûte, dans les tranchées de la grand' route de Libramont au Bois de la Haye. De là, la bande tourne vers le nord et se suit le long de la lisière du Bois de Renachenet.

C'est surtout au moulin de Remagne que la roche est remarquablement caractérisée.

Digitized by Google

11° Chlorite.

Des grès colorés en vert avec lamelles paraissant être de la chlorite s'observent dans toute la zone de Bastogne, mais l'observation micrographique seule pourra nous dire si les lamelles que j'ai considérées comme chlorite ne sont pas de la bastonite. Cependant, dans les grès gediniens où la bastonite n'a pas encore été reconnue, il est probable que son rôle est rempli par la chlorite.

12° Amphibole.

Des grès amphibolifères, souvent bien difficiles à distinguer des grès chloritifères et surtout bastonitifères, se rencontrent dans les gîtes les plus métamorphiques, surtout dans la partie orientale de la zone.

13° Grenat.

Nous n'avons rien à ajouter à ce que nous avons dit à ce sujet dans le chapitre 3.

14° Feldspath.

Nous pensons que le quartzite porphyrique de Lorette, que l'on a parfois été tenté de considérer comme une roche éruptive transformée, est en réalité, comme Gosselet l'a émis, intimement lié aux arkoses de Remagne.

Nous le considérons comme clastique et les coupes du gisement de Notre-Dame de Lorette, que nous avons données page 82, ne peuvent guère laisser de doute à cet égard. De plus, nous considérons ce quartzite comme un facies local des arkoses sériciteuses de Remagne. C'est à la chapelle de Lorette que l'on voit pour la première fois ce passage graduel de l'arkose à un quartzite feldspathique. Dans la carrière dont nous avons donné la coupe (fig. 44), on voit des échantillons qui établissent une transition parfaite entre l'arkose sériciteuse et le quartzite feldspathique sériciteux.

Digitized by Google

Sur le flanc nord du vallon est-ouest qui sépare Moircy du Bois de la Haye, on voit des affleurements et des blocs énormes éboulés, mélanges d'arkose, de quartzite et de tous les types intermédiaires. Lorsque la bande tourne vers le nord, le long de la lisière du Bois de Renachenet, le facies de quartzite un peu sériciteux finit par prédominer exclusivement et s'observe dans des carrières, ou dans des éboulis, sous forme d'énormes dalles mégalithiques. Le même quartzite sériciteux accompagné, comme à la chapelle de Lorette, d'énormes filons de quartz, d'enduits de malachite, de phyllade sériciteux et ottrélitifère, s'observe dans des carrières et des éboulis dans un petit massif isolé dont nous avons plus haut signalé la présence au lieu dit « Blanches Pierres », le long de la grand'route de Saint-Hubert à Martelange, autour de la borne 11. Je crois avoir reconnu la présence du même horizon de quartzite en dehors de la région métamorphique où il forme de nombreux affleurements, à la partie supérieure du gedinien, sur les deux rives de l'Ourthe, entre Bonnerue et Tonny (planchette d'Amberloup).

Digitized by Google

DEUXIÈME PARTIE

ORIGINE DU MÉTAMORPHISME

CHAPITRE PREMIER.

Historique.

Dans la première partie de ce travail, nous nous sommes borné à exposer purement et simplement les faits reconnus par nos prédécesseurs et par nous, et qui nous semblaient intéressants à signaler. Il nous reste à voir maintenant comment on peut les expliquer.

Mais avant que d'entreprendre ce côté théorique de notre travail, il nous a semblé que le mieux était d'exposer brièvement, dans un ordre chronologique, les différentes théories émises par nos devanciers.

Comme on le verra, ce résumé historique aura pour résultat de ramener le problème à deux grandes solutions opposées.

Quoique A. Dumont ne se soit pas prononcé nettement sur l'origine des remarquables formations que nous étudions, il ressort à l'évidence, comme l'a montré M. Renard, que Dumont considérait le métamorphisme spécial qui nous occupe, comme postérieur et superposé à d'autres phénomènes de métamorphisme et produit sous l'influence de massifs éruptifs sous-jacents. Cette théorie fut acceptée par les successeurs de Dumont, et ce n'est qu'en 1882 que, dans un travail remarquable et justement apprécié, M. Renard considéra, pour la première fois, ces roches comme dues au métamorphisme régional ou, en d'autres mots, comme produites sous l'influence d'actions mécaniques. Cette application, à la contrée, du dynamométamorphisme, ne rencontra guère de partisans et fut combattue, même par M. Gosselet, qui devait être plus tard son fidèle et puissant protagoniste.

Digitized by Google

En effet, dans un travail (XIX) daté du 20 décembre 1883 et qui a passé presque inaperçu, tant il diffère des idées subséquentes de son auteur, dans ce travail, dis-je, M. Gosselet se montrait à la fois hostile à l'existence du métamorphisme et à son explication par des causes mécaniques, explication qui se heurtait, disait-il, à de graves objections. Il appuyait ses réserves d'arguments excellents, que nous ferons nôtres plus loin. Mais deux mois plus tard, dans un autre travail, et sans qu'il soit possible de deviner la cause d'un changement d'idées aussi radical, M. Gosselet (III, p. 188) acceptait pleinement la théorie dynamique que depuis lors, dans d'innombrables travaux, il n'a cessé de défendre avec le talent et la ténacité qu'on lui connait et qu'il a même défendue lorsqu'elle a été abandonnée par son auteur, comme nous le dirons bientôt.

L'hypothèse plutonienne de Dumont trouva encore des défenseurs dans la personne de M. Ch. Barrois (XXVIII), de M. Éd. Dupont (XIII) et de von Lasaulx, et nous ne voyons guère comme ayant suivi les idées de M. Gosselet que M. A. Harker en Angleterre et K.-A. Lossen en Allemagne. Après avoir visité la région en compagnie de Gosselet, ils ont vraisemblablement adopté ses idées, comme on peut le supposer d'après quelques passages fort courts et d'ailleurs dépourvus de toute argumentation de leurs travaux (XXIV, XXV, XXVI). Enfin, nous dirons que, dans les dernières années de sa vie, A. Renard avait beaucoup modifié ses premières idées, et maintes fois, dans des conversations avec lui, j'avais constaté qu'il en était venu à reconnaître que l'hypothèse de Dumout était la plus vraisemblable. C'est l'opinion (XVI) qu'il a d'ailleurs exprimée en 1897, lors d'une excursion de la Société belge de géologie où il a montré les changements qu'il avait introduits dans ses idées, et cela, en présence de M. Gosselet, qui est resté fidèle à la théorie dynamique. En 1901, dans un travail bien intéressant, deux pétrographes anglais, Miss C. Raisin et M. Bonney, ont, à nouveau, montré la difficulté d'expliquer par le dynamométamorphisme, les particularités de la zone de Bastogne (XXII).

Comme on le voit donc, on trouve en présence, d'un côté, la plupart de ceux qui se sont occupés de la question et qui se sont rangés du côté d'A. Dumont, admettant avec lui la théorie du métamorphisme de contact

Digitized by Google

plutonien, et de l'autre, M. Gosselet, presque seul de son opinion, ce qui n'implique nullement qu'il ait tort, qui reste partisan du dynamométamorphisme et qui défend son application pour la région avec un talent incontestable.

Appelé à me prononcer sur la question, à la suite des levés détaillés que j'ai dû faire dans la région pour le Service de la carte géologique, de 1894 à 1900, j'ai rapporté de mes travaux sur le terrain la conviction que l'hypothèse de Dumont était de loin celle qui rendait le mieux compte des faits que mes prédécesseurs et moi avons observés dans la région.

En soutenant donc, dans le corps de ce travail, le bien-fondé de cette hypothèse de Dumont, je me trouve n'avoir devant moi qu'un seul contradicteur et mon travail en acquiert ainsi, forcément, une tournure personnelle, sur les tendances de laquelle on pourrait facilement se tromper. Je serais profondément désolé que l'on pût considérer ce travail comme visant personnellement M. Gosselet, pour le talent duquel je professe le plus grand respect. Entraîné à suivre les mêmes voies que lui, nul plus que moi n'a pu apprécier ses qualités géniales et les immenses services qu'il a rendus à la géologie de mon pays. Je considère que sa gloire est trop haut placée pour qu'elle ait à souffrir du fait de l'abandon de l'un ou l'autre de ses concepts. C'est le sort de toutes les gloires humaines.

J'ai cherché à mettre dans la discussion la courtoisie et la loyauté dont M. Gosselet a toujours donné l'exemple et, en émettant des idées contraires aux siennes, je ne me suis laissé guider que par le souci de la vérité et les privilèges de la critique, sources fécondes des plus beaux travaux de M. Gosselet lui-même.

CHAPITRE II.

Discussion de la théorie du métamorphisme dynamique.

Après avoir exposé l'état actuel de la question, nous comptons essayer d'abord de montrer qu'il n'est pas possible d'expliquer le métamorphisme de Bastogne par la théorie dynamique, et ensuite, dans un autre chapitre, que la théorie plutonienne est beaucoup plus vraisemblable.

Digitized by Google

Il est une chose qui nous a beaucoup frappé dans la lecture des écrits de la plupart des partisans du dynamométamorphisme, c'est de voir qu'ils se refusent absolument à admettre l'origine plutonienne de phénomènes métamorphiques, du moment qu'aucune roche éruptive n'est visible au voisinage. En même temps, ces saints Thomas de la géologie ne se gênent nullement pour attribuer, dans ce cas, les phénomènes produits à l'action de causes dynamiques sans en donner aucune preuve ou en se basant purement et simplement sur la présence dans la région de bouleversements de terrains.

Cette façon de procéder nous paraît découler de ce fait, que la théorie dynamique a été, pendant le dernier quart du XIX^{e} siècle, la théorie à la mode et que, dans une science aussi spéculative que la géologie, les questions de mode et d'entraînement jouent encore un grand rôle.

Mais il paraît bien évident, de la lecture des derniers ouvrages de géologie générale, notamment, que la période d'engouement pour le dynamométamorphisme est en fort déclin. Ce qui le prouve, c'est qu'on ne se contente plus, au plus grand profit de la vérité, d'affirmations, fussent-elles même énoncées par les autorités les plus respectées, pour admettre le bien-fondé d'une explication dynamique. On exige des preuves et des explications.

Ainsi, tout particulièrement, on ne se contente plus, pour admettre l'origine dynamique de phénomènes métamorphiques, d'alléguer l'existence au voisinage de bouleversements de terrains, il faut encore que l'on prouve qu'il y a entre ces bouleversements et le métamorphisme une liaison si évidente de cause à effet, que la réalité de cette liaison s'impose à l'esprit. Sans cela on peut facilement répondre que si la présence seule de bouleversements devait entraîner du métamorphisme, celui-ci serait la règle et non l'exception (1), vu la généralité et l'extension des bouleversements de terrains. Or, ce n'est pas toujours dans les régions fort tourmentées, fort

(1) Il est presque superflu de dire, je pense, qu'en parlant de métamorphisme, dans ce chapitre, comme dans tout le corps de ce travail, je veux parler uniquement du métamorphisme spécial de la zone de Bastogne et non de ce métamorphisme, souvent appelé normal, et par suite duquel les roches meubles ont été transformées en roches cohérentes, les schistes en phyllades, etc. Comme tout le monde, j'admets que ce métamorphisme normal est dû à des agents dynamiques, pression, etc.

Digitized by Google

travaillées par les agents tectoniques que l'on rencontre les cas les plus caractérisés de métamorphisme. On rencontre même et fort fréquemment des régions excessivement bouleversées et où l'on ne constate absolument pas la moindre trace de métamorphisme. Je n'en veux pour preuve que les bassins houillers de tout âge, bouleversés au plus haut degré, où ne s'observe rien de particulier et où le charbon lui-même, si sensible aux moindres variations de température, montre, par l'absence de modifications, l'absence de ces températures élevées qu'invoquent si complaisamment les partisans du dynamométamorphisme, comme conséquence de mouvements tectoniques.

On peut en déduire donc, que pour réaliser les beaux exemples classiques de métamorphisme régional, ceux de la Norvège et des Alpes, notamment, il a fallu quelque chose en plus que la pression, il a fallu qu'il y ait ce que M. A. Harker appelle du plutono-métamorphisme, c'est-à-dire influence combinée de hautes pressions et de hautes températures (1). Sans cela, comme M. Termier l'a si bien dit, la pression seule ne transforme pas, elle déforme.

Ces considérations préliminaires étant posées, nous pouvons en faire l'application à l'Ardenne. Dans ses travaux sur la question et tout particulièrement dans son grand ouvrage l'*Ardenne*, M. Gosselet, repoussant la théorie plutonienne parce que l'on ne voyait pas dans la région, de roches éruptives qui auraient pu produire le métamorphisme sporadique, a attribué celui-ci (VIII, p. 766) :

1° A la formation de voûtes anticlinales sous l'effet de la pression ;

2° Au resserrement des deux bords dans une cuvette synclinale ;

3° A la friction et à l'écrasement sur les parois d'une faille anisoparaclase ou épiparaclase ;

4° Aux mêmes causes agissant le long d'une faille isoparaclase ;

5° Au contact de deux roches ordinairement en stratification discordante, par l'effet du glissement.

Voyons ce que nous devons penser de tout cela.

---

(1) Voir (XXIV), p. 16.

Digitized by Google

Paragraphe I.

Tout d'abord, il me semble que les énoncés contenus dans les lignes qui précèdent se heurtent à des contradictions manifestes. Les agents que fait intervenir M. Gosselet, l'écrasement, la friction, etc., sont des agents physiques, donc constants et immuables, qui, agissant sur les mêmes roches et avec la même intensité, doivent nécessairement produire les mêmes effets. Ainsi pour la flexion, elle se produit aussi bien dans la formation d'un bassin synclinal que pour une voûte anticlinale. Et cependant, M. Gosselet admet que dans le premier cas il n'y a pas de métamorphisme (il n'en parle pas du tout), tandis qu'il y en aurait dans le second cas. De même pour le resserrement. Celui-ci se produit dans une voûte dont les bords se rapprochent aussi bien que dans une cuvette. Pourquoi M. Gosselet admet-il du métamorphisme dans ce dernier cas et non pas dans l'autre? Enfin, la même contradiction se remarque à propos de la friction et de l'écrasement qui n'est évidemment pas limité aux trois seules catégories de failles citées plus haut par M. Gosselet et qui se produit avec presque toutes les autres.

Au point de vue de la logique même, il nous semble que le métamorphisme produit par une faille isoparaclase est bien moins vraisemblable que celui qui serait produit par d'autres failles. Une isoparaclase, en effet, d'après Gosselet, est un simple glissement de roches, suivant les plans de stratification, donc suivant des plans unis et réguliers, tandis que dans beaucoup d'autres failles le glissement se produit sur la tranche nécessairement raboteuse et inégale des couches. Théoriquement, le frottement et, par conséquent, la chaleur produite doivent être bien supérieurs dans le second cas.

Paragraphe II.

Dans les énoncés ci-dessus de M. Gosselet et dans les développements qu'il leur a donnés, il y a des choses que je ne puis m'expliquer et dont la raison m'échappe. Voici quelques-unes de ces choses :

Parlant de la formation de la cornéite, M. Gosselet dit : « La quantité de

Digitized by Google

mica développé et, par suite, la dureté de la roche (1) varie avec l'intensité du pli et avec la distance de l'échantillon examiné, au point de flexion. » Si je ne me fais pas illusion sur la signification des mots, il me semble qu'un pli est d'autant plus intense que les deux flancs du pli sont plus pliés et l'angle au sommet plus petit. Comment se fait-il que tous les exemples de cornéite cités par M. Gosselet se rapportent, au contraire, à des cas de plis peu intenses, de strates à peine recourbées, ou à des voûtes à angle très obtu? Cela est si vrai que dans d'autres ouvrages plus anciens sur les mêmes sujets, M. Gosselet semble attribuer une grande importance à cette faible courbure. Ainsi, page 189 de la brochure III, il dit : « Les couches horizontales ou presque horizontales... se sont *légèrement courbées*, mais la destruction du mouvement ayant eu pour résultat la production de chaleur, elles se sont métamorphosées. Cette cause me paraît avoir eu presque toujours pour effet la production de la cornéenne. » Il réitère cette explication page 177, V. Comme on peut le voir d'après cette citation, M. Gosselet a légèrement varié dans son explication de la production de la cornéite. Dans l'ouvrage l'*Ardenne*, il l'attribue, comme nous l'avons vu, à la flexion, tandis que dans ses travaux antérieurs, il l'explique par l'arrêt du mouvement de translation vers le nord, mais peut-être cette variation n'est-elle qu'apparente, et M. Gosselet admet-il que l'arrêt du mouvement produit la flexion, laquelle à son tour amène le métamorphisme. Ce qui le ferait croire, c'est que dans beaucoup d'autres passages de son ouvrage l'*Ardenne*, M. Gosselet revient encore sur cette idée d'arrêt du mouvement vers le nord.

Autre fait inexplicable. En parlant de la formation du gite de cornéite le plus remarquable qu'il y ait, celui de Serpont, M. Gosselet dit ceci : « On peut supposer que ces couches gediniennes, poussées par la force tangentielle venant du sud, ont buté contre le massif de phyllades cambriens. Elles se sont ployées et ondulées, en même temps que l'arrêt du mouvement y produisait une quantité de chaleur suffisante pour déterminer le métamorphisme. » Une coupe (VIII, fig. 107, p. 768) accompagne la description.

(1) Il y a évidemment ici un lapsus calami. La dureté extrême de la cornéite est due, non à l'abondance extrême du mica, minéral tendre et clivable, mais à la recristallisation du quartz.

Digitized by Google

Or, sur cette coupe, que j'ai tout lieu de croire exacte, M. Gosselet figure une allure qui est absolument le contraire de celle qu'il donne dans la description que nous venons de citer. Sur la coupe on voit un amas de terrain gedinien transformé en cornéite qui a glissé en descendant le long d'une faille inclinée au sud (le sud n'est pas représenté sur la coupe, mais il doit être sur la gauche de la figure), faille qui est normale évidemment puisqu'il y a descente du toit le long du mur (anisoparaclase de M. Gosselet). Une poussée tangentielle venant du sud, comme le suppose M. Gosselet, aurait donné lieu à une faille inverse et le massif venant du sud serait grimpé sur le massif au nord, suivant une faille de refoulement inverse (épiparaclase de M. Gosselet). L'importance de cette contradiction réside dans ce fait, je pense, que c'est la coupe qui est exacte et non la description et que, par conséquent, la théorie de M. Gosselet concernant la formation de la cornéite n'est pas fondée, comme j'espère pouvoir le montrer encore par d'autres arguments.

Paragraphe III.

Comme nous le disions au paragraphe I, les agents dont l'influence est invoquée par M. Gosselet, sont des agents constants et immuables. Or, on constate, au contraire, que les effets produits par ces agents sont essentiellement sporadiques, variables et éclectiques. Il me semble donc qu'il n'y a entre ces effets et ces agents aucune liaison de cause à effet, ce que je vais essayer de démontrer, et ce sera le point le plus important de cette discussion. Je m'appuierai pour cela sur les faits décrits dans la première partie de ce travail, et j'établirai mon argumentation sous forme de considérations successives. Nous envisagerons d'abord la question au point de vue de l'ensemble des phénomènes métamorphiques (généraux et sporadiques) de la région, et ensuite nous nous occuperons du métamorphisme général seul.

A. — *Ensemble des phénomènes métamorphiques.*

Contrairement à l'opinion qui a été professée par Gosselet (VIII, p. 766), je pense que le métamorphisme général et le métamorphisme sporadique sont

Digitized by Google

dus à la même cause et ne sont que les deux modalités d'un même phénomène. En relisant ce que nous avons dit de la distribution géographique de ces deux métamorphismes, on peut trouver d'abondantes preuves de notre opinion. Ainsi, il y a en Ardenne d'autres zones métamorphiques que celle de Bastogne, mais dans la zone de Bastogne, la forme de la zone des deux métamorphismes est la même et les deux zones se superposent.

Cette identité est d'autant plus importante que la forme est particulière et qu'il n'y a entre les deux ellipses que des différences, d'ailleurs faibles, de plus ou moins. Pour les deux ellipses de métamorphisme, l'axe coïncide, aussi bien l'axe de figure que l'axe du métamorphisme maximum. La loi de décroissance du métamorphisme est la même pour tous deux, comme aussi les quelques faits de concentrations secondaires que l'on pourrait citer. Une telle concordance d'effets implique nécessairement une concordance de causes. Dans les considérations qui vont suivre, nous nous appuyerons le plus souvent sur le métamorphisme sporadique, le plus intéressant d'ailleurs, et lorsque nous ne dirons pas expressément le contraire, nous sous-entendrons que les considérations s'appliquent aussi au métamorphisme général.

1° Dans la zone de Bastogne, il y a une indépendance frappante entre le métamorphisme et la tectonique de la zone. Résumons rapidement quelques faits décrits dans la première partie (texte et planche I) : *a*) La zone ne coïncide pas du tout avec la direction moyenne des axes de la grande voûte centrale de l'Ardenne. Comme le montre la carte, les $^9/_{10}$ de la zone sont sur la partie méridionale de la voûte, et l'axe de la zone forme avec l'axe moyen de la voûte, un angle d'environ 20 degrés; *b*) la zone ne tient aucun compte de l'âge des formations de la région, car elle empiète sur tous les terrrains qui y existent, soit du cambrien au taunusien supérieur; *c*) non seulement la zone ne tient aucun compte dans son extension de la présence de la grande voûte centrale de l'Ardenne, mais elle passe indifféremment à travers tous les traits, d'ordre moins élevé, de la structure tectonique de la région. On le voit sur la carte, la zone passe à travers failles, voûtes, bassins, axes secondaires, limites de terrains, massifs. Tantôt elle est parallèle à la direction des couches, tantôt elle est oblique; *d*) le métamor-

Digitized by Google

phisme sporadique surtout ne tient pas plus compte des faits les plus minimes de la tectonique, que des autres. Nous l'avons déjà dit, les gîtes sporadiques se trouvent indifféremment sur des couches inclinées au nord, au sud, à l'est, à l'ouest. On les observe dans des strates avec les inclinaisons variant de l'horizontale jusqu'à la verticale. On les trouve dans les bassins et dans les voûtes, et la direction des roches leur est totalement indifférente. On les trouve dans des affleurements où la stratification est réellement idéale et présente le minimum possible de bouleversement pour une région plissée. On peut consulter à cet égard plusieurs des descriptions que nous avons données et la coupe 2 de la planche III. En outre, on rencontre aussi des gîtes dans des massifs absolument bouleversés, plissés, en plis serrés comme en plis obtus, fracturés par une ou par plusieurs failles. Dans les affleurements où l'on observe des failles, il n'y a aucune connexion entre ces failles et les nodules métamorphiques. Bien loin de se rapprocher de ces failles, ces nodules semblent plutôt les fuir ; *e*) Il n'y a aucune connexité entre le clivage schisteux, conséquence certaine d'actions dynamiques, et la répartition des deux métamorphismes. Le clivage schisteux est beaucoup plus intense au nord de la zone que dans celle-ci. Dans la zone on trouve des endroits très métamorphiques et où ne se remarque aucune trace de clivage schisteux, et le contraire est aussi vrai. Enfin, nous dirons que la structure de certains gîtes nous fait croire que le clivage schisteux pourrait être de date postérieure à la production du métamorphisme.

2° Le métamorphisme, même général, n'est pas continu dans la zone, et à plus forte raison le métamorphisme sporadique est d'une localisation extrême. Or, rien dans la théorie dynamique ne permet d'expliquer l'éclectisme qu'auraient montré les agents dynamiques vis-à-vis de complexes identiques, en localisant leurs effets dans un point absolument déterminé et pour lequel rien, dans l'état actuel de nos connaissances, ne faisait prévoir semblable choix. Nous avons déjà dit que seul le beau gîte n° 6, figure 19, nous avait laissé entrevoir une indication de la cause de la localisation du gîte sporadique qu'on y observe.

Cette inaptitude de la théorie dynamique à expliquer la localisation, est surtout frappante dans les cas que nous avons signalés et dans ceux, très

Digitized by Google

nombreux encore, que nous aurions pu ajouter et où, côte à côte, on trouve absolument dans les mêmes conditions de gisement, des couches affectées ou non par le métamorphisme général ou sporadique. Cela est encore vrai pour les cas où, dans le même affleurement, on trouve des couches, à vrai dire différentes, mais dont les unes sont tout à fait métamorphiques et les autres pas du tout. Logiquement, on ne comprend pas pourquoi toutes n'ont pas été métamorphosées en même temps, de façon différente, puisque nous avons pu voir qu'aucune roche de la zone n'est réfractaire à la transformation. Aux exemples de cette excessive localisation, qu'on trouvera dans la première partie, nous ajouterons encore celui signalé par M. Gosselet lui-même (VIII, p. 773.)

Enfin, pour finir, nous dirons que pour le cas de la cornéite, la théorie dynamique est en défaut. Tout d'abord, en se reportant aux descriptions que nous avons données des gîtes de cornéite, on verra que nous n'avons pas du tout observé la localisation signalée par M. Gosselet et sur laquelle il a étayé la théorie de formation de cette roche. Mais, même en admettant cette localisation, on se heurte encore à cette objection, que la théorie ne donne aucune explication d'une autre localisation encore plus étroite. Ainsi, en admettant avec Gosselet que la cornéite ne se trouve que sur le sommet ou sur le flanc faiblement incliné au nord de voûtes anticlinales, on doit se demander pourquoi tous les gisements qui présentent ces conditions ne sont pas transformés en cornéite et pourquoi enfin, sur une même voûte, la cornéite ne s'étend pas dans toute son étendue mais se concentre dans un point souvent bien minime.

B. — *Métamorphisme général.*

Dans son ouvrage (VIII, p. 776), M. Gosselet exprime comme suit son opinion sur la formation des minéraux du métamorphisme général (stratique), tels que l'ilménite et la biotite : « Ils ont dû se produire, comme la séricite des schistes sériciteux, sous l'influence d'une cause générale qui ne peut être, en ce cas, que celle qui a donné aux schistes un caractère voisin du phyllade ». On le voit donc, M. Gosselet attribue l'origine des minéraux

Digitized by Google

généraux de la zone de Bastogne à ce phénomène, souvent appelé métamorphisme normal, qui transforme les roches meubles en roches dures, les grès en quartzite, les schistes en phyllade. Avec tous les géologues, nous l'avons dit au commencement de ce chapitre, nous admettons l'existence de ce métamorphisme particulier et sa liaison avec les agents tectoniques et dynamiques. Mais ce que nous ne pouvons absolument pas nous expliquer, c'est qu'on puisse songer à l'appliquer à la formation de l'ilménite et de la biotite de Bastogne. Les mêmes causes produisant toujours les mêmes effets, comment expliquera-t-on pourquoi on trouve des phyllades dans toute l'étendue occupée en Belgique par le silurien, le cambrien et le rhénan, alors que l'ilménite et la biotite sont presque entièrement confinées dans la zone métamorphique? Et inversement, je me demande comment on expliquera que dans la zone de Bastogne des schistes nullement phylladiques renferment en abondance les minéraux précités.

Paragraphe IV.

Pour expliquer les phénomènes les plus remarquables du métamorphisme, la production des nodules grenatifères et amphiboliques, M. Gosselet a attribué une grande importance à une faille qu'il a appelée faille de Remagne.

En relisant les nombreux écrits que M. Gosselet a consacrés à cette faille, on peut se rendre compte des concepts qui lui ont donné le jour. Répudiant toute intervention de phénomènes éruptifs, M. Gosselet devait nécessairement chercher ailleurs des agents capables d'expliquer les faits si frappants du métamorphisme sporadique. C'est à la faille de Remagne qu'il a dévolu ce rôle. Née d'une idée théorique, cette faille n'est, je crois, jamais sortie du domaine de la théorie. En fait, lors de mes levés de la région où elle devait passer, je ne l'ai jamais aperçue et je compte dans une annexe, à la fin de ce travail, développer *in extenso* les raisons de fait qui me font croire à sa non-existence.

Mais à côté des observations sur lesquelles M. Gosselet basait la réalité de l'existence de la faille, il me semble que la production du métamorphisme par la faille constitue, dans sa pensée, la principale preuve de son existence.

Digitized by Google

Dans ce paragraphe, nous nous tiendrons donc uniquement à ce côté de la question, à savoir si l'on peut expliquer le métamorphisme sporadique de Bastogne par la faille et subsidiairement si ce métamorphisme prouve l'existence de la faille.

Ainsi posée, la question montre immédiatement le défaut du raisonnement de M. Gosselet, raisonnement qui tourne dans un cercle vicieux, puisqu'il attribue le métaphorphisme à la faille, tandis que, d'un autre côté, il prouve l'existence de la faille par ses effets métamorphiques.

Les citations suivantes, extraites des œuvres de M. Gosselet, nous semblent suffisamment caractériser la nature de son argumentation (VIII, p. 248) : « Cette action métamorphique s'est étendue au loin; néanmoins elle a été plus intense dans le voisinage de la faille, qui se trouve ainsi jalonnée par des blocs de grès amphibolifères... » (VIII, p. 249) : « On peut se demander si la faille de Remagne se prolonge bien loin vers le nord-est. Il n'y a guère à douter de son existence, tant que l'on rencontre les résultats du métamorphisme... » M. Gosselet range la faille de Remagne parmi les isoparaclases, genre de faille souvent difficile à constater, dit-il (VIII, p. 723). Plus loin il revient sur la même idée en disant (VIII, p. 758) : « La faille serait peu apparente si elle n'était jalonnée à droite et à gauche par des roches métamorphiques ». Il est encore bien plus explicite dans le passage suivant (VIII, p. 781) : « Il (le métamorphisme) s'est propagé à distance; on en constate souvent l'influence à 5 ou 6 kilomètres de la faille. Il y a lieu de se demander si des modifications produites à de si grandes distances peuvent se rapporter à la même cause. On pourrait en douter si on leur trouvait une autre origine possible; mais la faille de Remagne étant démontrée par l'étude stratigraphique et les phénomènes métamorphiques en question s'échelonnant tout le long de la faille, il est logique de voir entre eux des rapports de cause à effet ».

Le cercle vicieux du raisonnement nous semble évident d'après ces extraits, et la dernière citation nous laisse une marche facile à suivre dans la discussion de la théorie de M. Gosselet. Si nous prouvons (voir annexe n° 2, p. 147) que la faille de Remagne n'est pas démontrée par l'étude stratigraphique et que, d'autre part, il n'y a pas entre le métamorphisme et la faille de rapport

Digitized by Google

de cause à effet (c'est ce que nous allons tenter de prouver), nous pourrons en déduire qu'il faut chercher au métamorphisme une autre origine et, il y a une autre origine possible, c'est l'origine plutonienne.

Il y a eu, dans les idées de M. Gosselet, deux phases successives concernant la faille de Remagne. Nous les examinerons l'une à la suite de l'autre. Dans la première phase, M. Gosselet considérait cette faille comme ayant un plan unique, rectiligne, bien déterminé, et c'est ainsi qu'il la figure (V, pl. I) et qu'il la décrit. Examinons les rapports de cette faille avec le métamorphisme sporadique :

a) Si c'est la faille de Remagne qui a produit ce métamorphisme, pourquoi trouve-t-on de ce métamorphisme en dehors de la partie de la zone où cette faille existe? D'après M. Gosselet, la faille s'étendrait depuis Recogne jusque Bastogne (III, p. 179). Or, j'ai découvert des nodules grenatifères jusque Bourcy, à $8^{km}5$ à l'est de Bastogne et jusque Fays-les-Veneurs, à $14^{km}4$ à l'ouest de Recogne. Il est absolument inadmissible qu'une faille quelconque fasse sentir son action à une distance pareille à la dernière que nous venons de citer. Cela est d'autant moins logique, que dans la région où la faille existerait, elle ne ferait sentir son action que jusque 5 à 6 kilomètres (la largeur maximum de la zone est de $9^{km}6$). M. Gosselet avait déjà senti lui-même le poids de cette objection, car il a voulu y répondre par avance en disant (III, p. 180) : « Les couches situées au sud du massif de Serpont ont dû participer au mouvement des couches septentrionales. La faille s'est donc prolongée de ce côté jusqu'à une certaine distance et, dans le fait, on suit la traînée de roches métamorphiques bien au delà de Recogne ». Comme nous venons de le dire, ce bien au delà est, en réalité, une distance inadmissible de 14 kilomètres.

b) M. Gosselet décrit comme suit les effets de la faille (V, p. 193) : « Cette action métamorphique (produite par la faille) s'est étendue au loin, néanmoins elle a été plus intense dans le voisinage de la faille qui se trouve ainsi jalonnée par des blocs de grès grenatifères et amphibolifères ». D'un autre côté, sur la planche I (V), il a donné le tracé de la faille qu'il a d'ailleurs décrit en détail (III, pp. 179-180). Or, en s'aidant de ma

Digitized by Google

carte, planche I, il est facile de voir que l'axe de la zone de métamorphisme sporadique et l'axe du métamorphisme maximum ne coincident nullement avec le tracé supposé de la faille, et que, par conséquent, ce n'est pas au voisinage de la faille que ce métamorphisme serait le plus intense. C'est surtout sur la partie du tracé de la faille, de Recogne à Tillet, que la dissymétrie du métamorphisme sporadique serait évidente. Dans cette région, en effet, la faille serait presque sur le bord nord de la zone, et tandis qu'elle aurait fait là sentir son action à 8 kilomètres au sud, cette même action ne se serait presque pas étendue au nord. De plus, ce tracé ferait passer la faille très loin, au nord, des centres de concentration métamorphique si remarquables de Morhet et de Sibret.

c) S'il y avait entre la faille et le métamorphisme une relation évidente de cause à effet, comme le pense M. Gosselet, on devrait trouver dans la zone, un alignement extrêmement prononcé de gîtes sporadiques pressés les uns contre les autres, puisque la faille elle-même est parfaitement alignée. Un simple coup d'œil montre que, jusque maintenant, rien ne dénote encore semblable alignement.

d) Enfin, objection de principe, en admettant que l'action métamorphique produite par la faille peut se transmettre jusqu'à 5 à 6 kilomètres, M. Gosselet affirme un fait, je ne dirai pas improbable, mais un fait qui devrait tout au moins être démontré, alors surtout que les partisans du dynamométamorphisme se refusent à admettre l'influence de massifs éruptifs énormes, à des distances bien moindres.

e) Enfin, on peut se demander pourquoi l'effet produit, le métamorphisme, est sporadique alors que la cause, la faille, est continue.

La portée grave de ces objections a été pressentie par M. Gosselet qui a voulu y parer en changeant le concept de la faille. Dans cette seconde phase de ses idées, M. Gosselet a décrit la faille comme suit : « La faille de Remagne n'est pas une simple ligne de fracture; c'est une large zone de ruptures, de replis, de froissements, dont les effets se sont fait ressentir sur des points spéciaux excessivement localisés » (VIII, p. 781).

Remarquons d'abord que la faille de Remagne se montre d'après tout cela

Digitized by Google

comme très souple. M. Gosselet, qui dans maint de ses écrits raille les partisans du métamorphisme plutonien de faire intervenir, à tout propos, l'influence d'un gite éruptif supposé, M. Gosselet, dis-je, ne s'est pas aperçu qu'il tombe ici dans le même système; l'agent mis en cause varie seul. Là où les premiers font passer un gite éruptif, lui fait intervenir une faille. Échappe-t-il par là aux objections précitées, nous ne le croyons pas.

f) Dans toute zone failleuse, issue d'un même mouvement dynamique, chacune des failles secondaires est semblable, comme essence à la faille unique qu'aurait produite le même mouvement. Donc, puisque la faille de Remagne est une isoparaclase, les failles secondaires de la zone failleuse sont aussi des dérangements isoparaclases, parallèles à la direction des couches. Chacune de ces petites failles devrait donc être alignée dans la direction du nord-est qui est la direction assignée par M. Gosselet au sens du mouvement des lèvres de l'isoparaclase. La carte montre qu'on n'observe pas plus d'alignements secondaires nord-est, de gites sporadiques, que d'alignement principal. De plus, nous avons vu que les gites se trouvent non seulement sur les couches parallèles à la direction nord-est, mais dans des couches ayant toutes les directions possibles.

g) Le nouveau système de M. Gosselet aboutirait à couvrir la zone d'un réseau touffu de failles presque aussi nombreuses que les gites sporadiques, puisqu'il n'y a guère d'alignements visibles. Chaque gite de la carte aurait sa petite faille, et Dieu sait s'ils sont nombreux. Bien plus, il y a pas mal de gites où, sur une paroi de l'affleurement, on observe vingt à trente nodules métamorphiques. Est-ce que chacun de ses nodules a aussi sa maille dans le réseau?

Le malheur, c'est que M. Gosselet n'ait jamais indiqué, même dans les gites qu'il a figurés, la moindre trace de ces failles, dont il eût été cependant bien intéressant d'observer, *in situ*, l'influence sur les roches avoisinantes. Je n'ai jamais vu non plus, lors de mes levés détaillés pour la carte géologique, la moindre de ces failles. Il est vrai que j'oublie que ce sont des isoparaclases, c'est-à-dire des failles peu apparentes, au dire de M. Gosselet lui-même.

Digitized by Google

Paragraphe V.

Les considérations que nous avons fait valoir jusque maintenant sont des considérations particulières. Il nous reste à examiner celles qui ont une portée générale.

En voyant le métamorphisme sporadique si localisé en Ardenne, on peut se demander si la zone de Bastogne, pour ne parler que de celle-là, a une structure tectonique si particulière qu'on puisse l'invoquer pour expliquer le fait si particulier du métamorphisme. La réponse à cette question est, ce nous semble, bien facile. Il suffit de jeter un coup d'œil sur la carte et sur les planches de coupes annexées à ce travail, puis de les comparer à la carte et aux coupes d'autres régions de la Belgique primaire, pour pouvoir répondre négativement. Il n'y a rien de particulier dans la structure générale de cette portion de l'Ardenne. La région n'est ni plus ni moins plissée, bouleversée ou fracturée. Sa structure est celle qui découle logiquement de ce fait qu'elle est occupée en grande partie par la grande voûte centrale de l'Ardenne. Bien plus, il n'est pas difficile de trouver en Belgique des régions bien autrement travaillées par les agents dynamiques, bien autrement failleuses et plissées. Et puisque M. Gosselet attribue une action métamorphique aux épiparaclases (failles de refoulement ou de chevauchement), comment se fait-il que notre terrain houiller, si extraordinairement accidenté par des failles gigantesques de ce genre, ne présente pas le plus petit indice d'un métamorphisme rappelant celui de Bastogne? Maintes fois j'ai vu dans nos charbonnages des plans de ces failles, suivant lesquels avaient chevauché d'énormes paquets de terrains, à des kilomètres de distance, sans que ces plans présentassent autre chose que des surfaces simplement polies ou striées. A la rencontre de semblables accidents, la houille, si sensible à l'action de la chaleur, était à peine modifiée, sauf dans ses caractères extérieurs.

Le peu de fondement des glissements et des frottements énormes que l'on a supposé exister dans la région est prouvé non seulement par l'admirable régularité de très nombreux affleurements, mais même par ce fait que, dans un grand nombre de cas, j'ai reconnu que de beaux ripple-marks, visibles

Digitized by Google

sur les plans de stratification de bancs de grès, n'avaient pas subi la moindre détérioration (cf. la description du gite n° 8, p. 58).

Dans bien des cas même, on voit que la formation de nodules grenatifères a été accompagnée de si peu de bouleversements que les minces lignes foncées phylladeuses des grès stratoïdes pénètrent sans la moindre déviation dans les nodules et peuvent y être suivies parfois d'outre en outre (voir fig. 22, p. 59).

A l'appui de la manière de voir que la zone de Bastogne ne présente, dans sa tectonique, rien d'anormal, on peut citer l'autorité de différents auteurs, et, qui l'eût cru, de M. Gosselet lui-même. Dans sa brochure (n° XIX) qui a passé très inaperçue, M. Gosselet, commentant le travail capital de Renard (IX), non seulement se montre hostile à l'existence même du métamorphisme de la zone de Paliseul, mais affirme que l'hypothèse dynamique de Renard se heurte à de graves objections. Il est intéressant de relire les pages qu'il consacre au développement de ces objections et où l'on trouve en germe beaucoup d'arguments que j'ai développés. Il y a notamment la phrase suivante : « Il est encore une grave objection que l'on peut faire à l'hypothèse qui attribue à des actions mécaniques le prétendu métamorphisme de Paliseul. C'est que ces phénomènes mécaniques ne paraissent pas s'être produits » (XIX, p. 34). Il continue ensuite en montrant que dans la région de Paliseul les roches sont faiblement inclinées, à peine dérangées de leur position primitive, presque horizontales ou légèrement ondulées. Au contraire, dans la vallée de la Semois et de la Meuse, où les phénomènes mécaniques ont eu une puissance considérable, on ne voit ni grenat ni hornblende.

Dans le remarquable travail consacré aux roches métamorphiques de Bastogne par Miss C. Raisin, on trouve aussi exposés bon nombre d'arguments dont nous venons de faire usage, et l'auteur remarque aussi à différentes reprises que rien dans les allures figurées par M. Gosselet n'autorise d'admettre les phénomènes qu'il invoque (XXII, p. 68). Dans la discussion de ce travail, M. Bonney a montré également le dilemme où se débat l'hypothèse dynamique pour Bastogne (XXII, p. 72). Si, dit-il, l'écrasement a été soudain, il a pu y avoir forte élévation de température, mais, dans ce cas, on devrait constater au voisinage de grandes dislocations. Si l'écrasement est lent, il n'y a pas d'élévation de température efficace.

Digitized by Google

Paragraphe VI.

Si la zone de Bastogne ne montre rien dans sa structure générale qui soit particulier, il y a, ce nous semble, quelque chose de remarquable dans ses allures de détail. J'ai été frappé, lors de mes levés, et le lecteur aura peut-être été frappé aussi, en examinant les coupes de gîtes sporadiques que j'ai données, de l'aspect spécial des affleurements où l'on observe des intercalations de bancs de grès au milieu de roches schisteuses ou phylladeuses. L'allure en chapelet et les nombreuses et curieuses crevasses filoniennes quartzeuses de ces coupes leur donnent, en effet, une physionomie à part. Cette physionomie suffit-elle pour pouvoir y chercher une cause du métamorphisme sporadique où tout au moins l'indice d'une cause, je ne le crois pas?

a) Cette structure n'est pas absolument spéciale à la zone métamorphique. Pour ne parler que des régions que je connais, on la trouve au nord de la zone métamorphique, en un grand nombre d'endroits, dans le hundsruckien même, là où il n'y a pas la moindre trace d'aucun métamorphisme. Ces endroits sont surtout fréquents sur le sud de la planchette de Houffalize. La coupe typique de cette allure que j'ai représentée figure 2, page 17, notamment, est dans ce cas.

b) Cette structure nous semble être la conséquence naturelle du fait de la présence, dans un massif soumis à une pression tangentielle, de minces bancs de roche très dure, au milieu de roches plastiques. Nous essayerons dailleurs d'expliquer plus loin cette structure dans la théorie du métamorphisme plutonien.

c) Cette structure n'est nullement la règle dans la zone métamorphique : On trouve des nodules aussi bien et en aussi grand nombre dans les affleurements qui possèdent cette structure, que dans ceux qui ne la possèdent pas du tout.

Paragraphe VII.

Il nous reste à voir, pour terminer cette discussion, si, en admettant l'origine dynamique du métamorphisme de Bastogne, les caractères de ce

Digitized by Google

métamorphisme concordent avec ceux des gisements classiques de dynamométamorphisme de l'étranger.

En me basant sur les descriptions de ces gisements classiques qui ont été publiées, et d'après les observations que j'ai pu faire de certains de ces gisements dans les Alpes, je constate qu'il existe des différences entre les caractères de leur métamorphisme et ceux du métamorphisme de Bastogne. Certaines de ces différences sont de peu d'importance, mais d'autres sont essentielles. Nous allons en examiner quelques-unes.

a) Dans les gisements alpins que j'ai vus, les allures des couches, leurs bouleversements, leurs fractures sont tels, et ils montrent avec une telle évidence l'action de mouvements intenses, que l'explication de leurs transformations par le dynamométamorphisme ne soulève aucune objection. Tout au moins doit-on admettre que les actions dynamiques ont fortement contribué à leur donner une bonne partie des caractères qu'ils présentent. Nous avons vu que tel n'est pas le cas à Bastogne. Dans ces gisements alpins, les roches, même sur de petits échantillons, montrent des allures particulières. Elles sont déchiquetées, plissées, froissées, chiffonnées, etc., et leur aspect seul dénote l'influence de pressions énergiques. Très fréquemment la stratification est presque impossible à discerner tant les affleurements sont découpés par des joints de tout genre.

b) Dans ces gisements, sous l'influence du laminage énergique et de l'étirement, les minéraux produits par les agents dynamiques ont toujours pris, s'ils sont plats, lamellaires, clivables, aciculaires, allongés, des orientations semblables. Leur grand axe ou leur surface est parallèle au plan d'étirement des roches et à leur schistosité. Cela se remarque très bien lorsque les minéraux métamorphiques sont de la chlorite, du mica, des amphiboles, de la chloritoïde, des clintonites, de la sismondine, etc. Or nous avons vu qu'il n'en est pas du tout de même à Bastogne. Si l'on fait exception pour les roches à séricite, à phyllite, les autres roches, aussi bien celles du métamorphisme sporadique que celles du métamorphisme général, ont leurs cristaux plats (ottrélite, biotite, ouralite, amphibole) orientés en tous sens.

c) Le métamorphisme dynamique est toujours étendu, il affecte de vastes massifs, voire même des régions, et c'est pour cela qu'à la suite de Daubrée

Digitized by Google

on l'appelle fréquemment métamorphisme régional. Dans les régions où il existe, il affecte toute l'étendue de la région et rarement on y observe des îlots ou des taches non métamorphiques. Jamais, en tout cas, on n'a signalé dans ces régions une localisation extrême comme celle des modules métamorphiques de Bastogne. Nous avons vu que dans la zone de Bastogne, au contraire, la localisation excessive, la répartition sporadique, l'association côte à côte de roches transformées et de roches non transformées forment la caractéristique, même pour le métamorphisme général.

d) On ne rencontre jamais, dans les cas de dynamométamorphisme, des cristaux volumineux, bien formés et très nets dans des roches en apparence nullement cristallines. Le grenat, l'actinote, le dipyre, la couseranite de gites dynamométamorphiques bien connus, sont dans des roches elles-même hautement cristallines (1).

e) Examinés au microscope, en plaques minces, les grands cristaux des roches du métamorphisme dynamique se montrent déchiquetés, brisés, ressoudés, et cela parce que les phénomènes dynamiques, après avoir produit dans les roches, ces cristaux, ont continué à les travailler et ont alors tronçonné et déchiqueté les fossiles préexistants dans ces roches et les cristaux eux-mêmes.

C'est pour avoir reconnu ces différences que A. Renard, dans les dernières années de sa vie, en était venu à reconnaître que le métamorphisme de Bastogne ressemblait davantage au métamorphisme plutonien.

---

(1) Il existe dans les Alpes des roches dont l'état cristallin a été attribué au métamorphisme régional, par exemple les *Bundener Schicten* du Canton des Grisons, les schistes micacés du Saint-Gothard avec grands cristaux de grenat, de disthène, d'actinote, orientés en tous sens. Mais dans toutes ces roches, la pâte est elle-même hautement cristalline et il reste d'ailleurs à prouver que c'est aux actions techniques seules que ces roches doivent leur transformation. Il est plus vraisemblable qu'il y a eu dans ce cas action combinée des deux grands facteurs de métamorphisme.

Depuis les récents progrès sur la structure des Alpes et la connaissance des grands chevauchements, on doit d'ailleurs être prudent et tenir compte de ce fait que des massifs cristallins peuvent avoir été entraînés loin de leur lieu d'origine. Bonney (XXXI) avait déjà, à cet égard, montré les doutes que suscitait l'intercalation de roches sédimentaires fossilifères au milieu de schistes cristallins, et, aujourd'hui plus que jamais, il est important d'attendre le résultat de nouvelles recherches détaillées pour se prononcer sur l'origine des roches métamorphiques des Alpes.

Digitized by Google

Il est certain, d'ailleurs, que s'il avait mieux étudié, avant son travail de 1882, les gîtes de dynamométamorphisme qui l'avaient en quelque sorte convaincu de la supériorité des théories dynamiques, il eût peut-être été plus réservé en combattant l'hypothèse de Dumont.

On sait, en effet, que A. Renard faisait grand état de l'observation qu'il avait faite des régions bouleversées des Highlands de l'Écosse pour appuyer sa théorie dynamique (IX, p. 37). Or, Renard, qui était un pétrographe éminent, n'était nullement géologue, et l'observation des faits sur le terrain n'était pas son fort. Je ne relèverai pas les invraisemblances qu'il signale dans ses observations sur la coupe d'Ullapole en Écosse (IX, p. 37), je me contenterai de rappeler que depuis 1882, la région en question a été soumise à des levés détaillés, par les géologues du *Geological Survey*, et les résultats de leur étude ont rendu cette région absolument classique. On consultera, à ce sujet, avec fruit le beau résumé qu'ils ont donné de leurs admirables travaux (B. N. Peach, J. Horne, W. Gunn, C. T. Clough, L. Hinxman and H. M. Cadell, *Report on the recent work of the Geological Survey in the N-W Highlands of Scotland*. Quart. journ. of. the geol. Soc., t. XLIV, 1888, p. 378). Comme il ressort de nombreuses coupes qui illustrent ce travail, la structure de cette région ne rappelle absolument en rien celle de la zone de Bastogne. C'est par excellence une région de ces gigantesques failles de refoulement et de ces massifs empilés par le chevauchement qui font totalement défaut dans la région de l'Ardenne que nous avons étudiée ici. Rien qu'à l'inspection de ces coupes, on sent, on devine l'intensité des pressions et des frottements qui ont dû affecter le pays. En lisant le chapitre de leur travail où ils résument les faits métamorphiques qu'ils ont observés (p. 429), on est sûr de pouvoir se faire une bonne et juste idée d'un cas de dynamométamorphisme incontestable, étudié par des observateurs compétents. Or, dans ce résumé, on fait bonne justice des exagérations contenues dans le travail précité de A. Renard. On peut y voir que le métamorphisme décrit ne ressemble en rien à celui de Bastogne et que ce n'est qu'en déformant des roches éruptives cristallines que le dynamométamorphisme donne naissance à des phénomènes comparables à ceux du métamorphisme de contact.

Digitized by Google

CHAPITRE III.

Discussion de la théorie du métamorphisme plutonien.

Disons d'abord quelle est notre manière de voir concernant l'origine des phénomènes métamorphiques que nous avons décrits. Nous pensons :

a) Que le métamorphisme a été produit par l'influence d'un massif de roches éruptives sous-jacentes (métamorphisme de contact).

b) Que ce massif est composé de roches inconnues, mais vraisemblablement granitiques.

c) Que ce massif, dans sa forme, rappelle probablement celle de la zone métamorphique, c'est-à-dire qu'il est fort allongé par rapport à sa largeur.

d) Que ce massif à surface irrégulière est, sous la zone, tantôt plus près, tantôt plus loin de la surface du sol actuel. Dans l'ensemble, nous estimons qu'il doit être plus près de la surface actuelle dans la moitié occidentale de la zone.

e) On ne saurait estimer, même grossièrement, la profondeur à laquelle peut se trouver le massif éruptif sous la surface du sol, mais, en tous cas, les caractères du métamorphisme de Bastogne indiquent que cette profondeur doit être assez grande et que, par conséquent, il n'est pas étonnant qu'on ne voie nulle part affleurer ces roches éruptives.

f) Nous estimons que l'intrusion du massif éruptif s'est faite dans le laps de temps qui s'est écoulé entre le dépôt du taunusien et le ridement général de la contrée. Le métamorphisme est donc antérieur à ce ridement.

Il nous reste à montrer maintenant comment, au moyen de cette idée mère du métamorphisme de contact et des corollaires que nous venons d'en tirer, on arrive aisément à un concept vraisemblable et qui explique mieux les faits observés qu'en partant de l'idée d'un métamorphisme dynamique.

Tout d'abord, l'hypothèse plutonienne, telle que nous venons de l'exposer, nous paraît vraisemblable pour les raisons suivantes :

1° L'existence de massifs granitiques de l'importance et de la forme de

Digitized by Google

celui que nous concevons ici, a été constatée ailleurs. Parmi de nombreux cas que l'on pourrait citer, je me contenterai de rappeler l'exemple du massif granitique du comté de Leinster en Irlande, massif qui est connu sur plus de 100 kilomètres de longueur et sur une largeur de 11 à 30 kilomètres. Ce massif allongé suivant la direction des couches, comme doit l'être celui de Bastogne, a produit aussi de remarquables phénomènes de métamorphisme (Jukes-Browne, *Manual of Geology*, 2e éd., p. 275).

2° Pour appuyer, par comparaison, l'hypothèse de l'existence en profondeur d'un massif granitique à Bastogne, il est impossible de se baser sur des cas similaires qui auraient été observés ailleurs. En effet, pour les cas semblables à celui de Bastogne qui existent, nombreux, à l'étranger, les partisans du dynamométamorphisme auraient vite fait, comme à Bastogne, de nier l'existence du massif invisible, et nous ne serions pas plus avancés. Nous devons donc procéder par raisonnement. Il existe des cas intermédiaires entre le cas de Bastogne, où la roche éruptive est invisible en profondeur, et les innombrables cas où la roche éruptive affleure largement et où son existence et ses effets ne peuvent donc être niés. Un de ces cas intermédiaires est justement représenté dans l'exemple du comté de Leinster que nous citions tantôt. Là, en effet, le granit affleure, mais il est parsemé d'îlots des mêmes roches siluriennes qui enveloppent le massif tout entier. La présence de ces îlots échappés à la dénudation, montre très bien, comme le dit Jukes-Browne, que l'érosion a peu entamé le massif granitique et que si l'érosion avait été un peu moindre, au lieu d'îlots, une couverture continue de silurien aurait masqué à nos regards le massif éruptif, et alors on se serait trouvé dans les mêmes conditions qu'à Bastogne et l'on aurait pu mettre en question l'origine du métamorphisme de la région.

3° Dans son travail de 1882, A. Renard avait fait valoir, contre l'hypothèse plutonienne de Dumont, une objection tirée de l'extension de la zone métamorphique de Bastogne qui aurait dépassé tout ce que l'on connaissait comme auréole de métamorphisme de contact. De plus, il voyait une autre difficulté dans le fait que l'action métamorphique du granite, dont l'influence sur les roches encaissantes est la plus marquée, ne s'étendrait que sur quelques centaines de mètres en moyenne, sauf pour le cas exceptionnel de

Digitized by Google

Christiania (IX, p. 36). On s'étonne de lire des choses semblables sous la plume de Renard, d'habitude mieux documenté en fait de questions de ce genre. Les cas d'auréoles granitiques de plusieurs kilomètres de largeur, comme celle de Christiania, abondent dans la littérature géologique. Citons rapidement les auréoles du granite de Rostrnen qui, d'après M. Ch. Barrois, s'étendraient jusqu'à 3 kilomètres de largeur; celles du granite de Barr-Andlau qui, d'après H. Rosenbusch, iraient jusque 1,200 mètres; celles des granites du sud-ouest de l'Écosse qui, d'après A. Geikie, atteindraient près de 3,200 mètres par places. Enfin, on peut signaler, comme absolument comparables à la zone de Bastogne, les auréoles métamorphiques que Zirkel a reconnues autour des massifs granitiques des Pyrénées et qui atteindraient 11, 12 et même 15 kilomètres de large par places.

Or, ces distances sont mesurées horizontalement, et comme on l'a déjà fait remarquer, dans le cas de massifs éruptifs étendus, sous-jacents, il n'est même pas nécessaire de faire appel à une telle propagation de l'action métamorphique. Il suffit, dans ce cas, de tenir compte de la distance verticale qui peut être très faible.

4° Contre l'hypothèse plutonienne, on a fait remarquer que, aux alentours des gites éruptifs de Lammersdorf, à l'est, et de la vallée de la Meuse à l'ouest de la zone, on ne constate qu'un insignifiant métamorphisme périphérique et que, par conséquent, il est encore plus improbable d'admettre une transformation importante, là où l'on ne voit aucune roche éruptive. A. Renard lui-même a fait justice de cette objection (XVI, p. 214) en rappelant que les roches éruptives de la vallée de la Meuse et celle de Lammersdorf ne sont que des apophyses détachées d'une masse centrale. Or, en pareil cas, on sait que les apophyses ne produisent aucun métamorphisme appréciable alors que la masse centrale mère peut en produire de très marqués. Sous ce rapport, le temps n'a fait que confirmer cette règle posée par A. Dumont que : « Il est à remarquer que vers les points où les agents de métamorphose se sont épuisés en éjaculations, les modifications ont été ordinairement moins grandes que vers ceux où ils n'ont pu se faire jour (II, p. 386) ».

La question du métamorphisme de contact est encore, d'ailleurs, fort

Digitized by Google

obscure, car dans bien des cas, on observe des phénomènes contradictoires sans qu'on puisse encore en trouver une raison. De gros filons de roche éruptive produiront des phénomènes métamorphiques insignifiants à côté de filons minimes, à auréoles très marquées. Mais, en règle générale, on peut être certain que les apophyses de masses importantes ne donnent lieu à aucun métamorphisme notable. C'est au point que Liebe et Zimmermann (1) ont émis l'hypothèse de l'existence en profondeur, dans le nord du Frankenwald, d'un massif granitique, et cela parce qu'un petit filon de porphyre quartzifère visible dans la région ne pouvait avoir produit les phénomènes métamorphiques y observés (transformation en schistes tachetés du schiste du Culm et en roche grenatifère du calcaire devonien).

La non-influence de ce filon était, d'ailleurs, bien prouvée dans ce cas, par le fait que le prolongement de ce filon, dans les mêmes roches du Culm, ne donnait plus lieu à aucun phénomène.

5° La disposition des cristaux et leur forme, aussi bien dans les roches du métamorphisme sporadique que dans celles du métamorphisme général, parle en faveur de leur origine plutonienne. Ces minéraux, en effet, sont orientés en tous sens, quelle que soit leur forme, et il en est toujours ainsi dans les phénomènes de contact, car il n'y a aucune raison spéciale qui prédispose les cristaux à prendre une orientation déterminée. Au contraire, dans les cas de dynamométamorphisme pur, les minéraux plats ou allongés se sont naturellement disposés et orientés perpendiculairement à la direction des forces agissant sur les roches. De là la structure écailleuse et feuilletée des produits du dynamométamorphisme. Dans ces produits, d'ailleurs, les cristaux formés sont presque toujours tronçonnés, brisés par la continuité de l'action dynamique. Or, à Bastogne, ce n'est que très exceptionnellement que l'on remarque des cristaux légèrement brisés. Les cristaux de Bastogne sont, au contraire, remarquables par la netteté de leurs formes qui a frappé tous les observateurs.

6° On ne saurait tirer un argument en faveur de l'action dynamique de

---

(1) Liebe et Zimmermann in Rosenbusch, *Mik. Phys. d. mass. Gest.*, 2e éd., t. II, p. 410.

Digitized by Google

l'aspect luisant, poli, frotté, froissé même parfois, des roches de la région de Remagne. Incontestablement, il y a dans cette région des roches dont l'aspect est particulier et rappelle en tous points celui de roches alpines modifiées par la pression. S'il y a quelque part du dynamométamorphisme en Ardenne, c'est bien certainement là. Cependant, comme je viens de le dire, l'aspect des roches, seul, ne suffit pas pour leur attribuer une origine dynamique. On sait, en effet, fort bien que dans les auréoles de contact, on rencontre des roches présentant exactement les mêmes caractères, et cela quand on se rapproche de la masse éruptive. Dans les descriptions classiques des auréoles de l'Écosse, du comté de Wiclow, des Asturies, de Bretagne, de l'Allier, MM. Michel-Lévy, Barrois, Bonney, von Lasaulx ont signalé la présence, au voisinage des grands massifs granitiques, de micaschistes, de schistes séricitеux à l'aspect luisant soyeux, frotté, et il est bien possible, d'ailleurs, que ces caractères proviennent de la pression développée par l'intrusion de puissantes masses éruptives (plutonométamorphisme de M. Harker).

7° En empiétant un peu sur le domaine pétrographique, on peut encore, je pense, trouver une confirmation de l'hypothèse plutonienne dans les caractères de deux minéraux principaux du métamorphisme de Bastogne, je veux parler du grenat et de la biotite.

A. Renard a signalé le fait curieux que présentent nombre de cristaux de grenat de Bastogne, de posséder des inclusions foncées disposées en alignement suivant les axes cristallographiques du cristal (IX, p. 18, pl. I, fig. 1). (Rosenbusch, *Mik. Phys. d. mass. Gest.*, 3e éd., t. I, pl. 13, fig. 4.) On a attribué ces formations remarquables à l'influence de la pression, mais les cristaux de grenat en question n'ont nullement l'aspect brisé ou déformé. Les alignements ne sont pas nets et tranchés comme des remplissages de crevasses, ils sont diffus, discontinus et paraissent bien dus à l'absorption, par le cristal en formation, de matières colorantes disséminées dans le milieu métamorphosé. On pourrait donc les comparer à juste titre aux alignements charbonneux si connus de la chiastolithe, de la staurotite, de la couzeranite, alignements qui n'ont jamais été observés, pas plus que ces trois minéraux eux-mêmes, que dans les auréoles de contact. A. Renard (IX, p. 18) et Rosenbusch (*op. cit.*, 2e éd., p. 305) ont, d'ailleurs, avant moi, signalé cette

Digitized by Google

analogie des inclusions des grenats de Bastogne avec celles des minéraux susdits.

La biotite, si abondante dans certaines roches du métamorphisme sporadique et du métamorphisme général, présente la couleur brun foncé, le polychroïsme intense et les lamelles à contours déchiquetés, c'est-à-dire tous les caractères distinctifs de la biotite formée par l'influence de contact. (Cf. ROSENBUSCH, *op. cit.*, 3e éd., t. I, p. 583.)

8° Un fait bien caractéristique du métamorphisme sporadique de Bastogne, c'est la présence de très beaux cristaux, très nets, de dimensions notables, dans une roche d'aspect très peu métamorphique, voire même à côté de fossiles. Il y a là un fait si remarquable que certains auteurs l'avaient même considéré comme absolument spécial à la région de Bastogne (Bonney, XXII, p. 72, XXXI, p. 214). Mais sans être bien commun, le cas n'est pas unique et on l'a déjà plusieurs fois signalé et toujours dans les auréoles de massifs granitiques. Je rappellerai seulement le gisement classique des Salles de Rohan en Bretagne, où l'on voit dans un schiste très peu transformé, de grands prismes de chiastolithe avec des fossiles siluriens (C. Barrois, XXIX, p. 854). En Norwège, on trouve de beaux cristaux nets de grenat rouge à côté de fossiles siluriens reconnaissables, dans un calcaire silurien, auprès du lac d'Ekern. (KJERULF, TH., *Geologie des sudlichen und mittleren Norwegen. Deutsche Ausgabe von A. Gurlt. Bonn.*, in-8°, 1880, p. 80.) Le même auteur signale également (p. 80) que près de Bagstevold, des schistes alunifères présentent, côte à côte, des trilobites et des prismes de chiastolithe.

9° Il me semble que l'argument le plus fort que l'on puisse faire valoir en faveur de la thèse plutonienne est celui de la localisation remarquable du métamorphisme sporadique de Bastogne. Jusque maintenant, les nodules comme ceux que nous avons décrits, avec leurs limites si nettes, leurs auréoles et leurs beaux cristaux, ces nodules, dis-je, sont uniques au monde. Il n'y a qu'une seule chose qui s'en rapproche et c'est parmi les phénomènes de contact qu'on la rencontre, ce sont les nœuds, noyaux, glandules de certains schistes que l'on observe dans la zone la plus externe du métamorphisme périphérique des grands massifs éruptifs. Ces schistes (*Knotenthonschiefer, Fruchtschiefer, Fleckschiefer* des auteurs allemands)

Digitized by Google

présentent des amas, des lentilles, des concentrations généralement formés par l'accumulation de cristaux de chiastolithe. Le plus souvent, ces concentrations ont des limites insensibles, diffuses, quoique, dans certains cas, on en signale comme ayant des bords nets. [C. W. C. Fuchs indique dans un schiste de la vallée du Gave de Pau (Pyrénées) des nodules allongés à contours nets et remplis de prismes de chiastolithe. Cf. *Die alten Sedimentformationen und ihre Metamorphose in den französischen Pyrenaën*. Leonhards Jahrb., 1870, p. 747]. Dans le sud de la Norwège, Kjerulf (*op. cit.* p. 79) signale la présence dans le silurien, de lentilles calcaires remplies de grenat; mais la nature lenticulaire de ces gîtes tient probablement à ce fait que le calcaire forme originellement des lentilles au sein de l'étage (*Cementkalk*). Quoi qu'il en soit, c'est un fait universel que cette condensation en noyaux ou amas de cristaux dans la zone métamorphique la plus éloignée des massifs éruptifs, et le fait présente, par comparaison avec le métamorphisme sporadique de Bastogne, la plus haute importance.

Déjà avant moi, Miss Raisin avait montré l'incompatibilité de l'existence du métamorphisme si localisé avec l'hypothèse dynamique (XXII, p. 68). Ce fut aussi une des raisons que donna A. Renard pour justifier l'abandon de cette hypothèse dynamique dont il était le père (XVI, p. 215).

10° Pour ce qui regarde les minéraux particuliers qui caractérisent le métamorphisme de Bastogne, il est difficile de trouver, à l'étranger, des exemples adéquats. Nul n'ignore qu'il n'y a rien de si variable que la production d'espèces minérales par métamorphisme de contact. Ce métamorphisme, s'il ne varie pour ainsi dire pas, quelle que soit la nature de la roche éruptive, varie au contraire excessivement suivant les roches impressionnées. Chaque roche a son métamorphisme particulier, et si l'on retrouve de temps en temps des auréoles répondant aux descriptions classiques, nombreux aussi sont les gîtes à phénomènes spéciaux et nombreuse est la liste des silicates de métamorphisme. Comme d'un autre côté le même fait se représente pour les phénomènes du dynamométamorphisme, on comprend que la nomenclature des cristaux métamorphiques soit peu probante. Il y a cependant des minéraux dont la présence a une signification plus nette. Ainsi les variétés de l'andalousite n'ayant jamais été rencontrées que dans

Digitized by Google

des auréoles de contact, leur présence aurait une importance capitale. Jusque maintenant on n'en a pas encore rencontré dans la zone de Bastogne. L'absence de ces minéraux n'est cependant pas une preuve à invoquer contre notre thèse, vu que ce minéral, qui n'existe d'ailleurs jamais que dans les schistes bien argileux, fait défaut dans des auréoles incontestablement plutoniennes. Du grenat et de l'amphibole, rien n'est à dire de spécial. L'ottrélite, la phyllite et la séricite sont généralement considérées comme des produits de dynamométamorphisme, mais à lire ce que l'on a écrit sur la question, on voit que cette opinion repose non sur des faits, mais sur de simples affirmations. La biotite, surtout la variété de Bastogne, est très caractéristique des phénomènes de contact. Reste l'ilménite. Nous considérons comme très important que l'ilménite ait été rencontrée en Bretagne, dans les célèbres schistes maclifères des Salles de Rohan, qui forment l'auréole orientale du massif granitique de Rostrenem. M. Ch. Barrois a, en effet, signalé la présence, dans ces roches, de l'ilménite qui y possède, dit-il, des caractères identiques à ceux de l'ilménite de Bastogne (XXIX, p. 857). La chose présente d'autant plus d'intérêt que nous pensons que c'est dans les belles descriptions des phénomènes périphériques des divers massifs granitiques de Bretagne, descriptions que nous devons à M. Barrois, que l'on trouve les termes de comparaison se rapprochant le plus des phénomènes de la zone de Bastogne. (Cf. Ch. Barrois, XXIX et *Mémoire sur les grès métamorphiques du massif de Guémené*. Ann. de la soc. géol. du Nord, t. XI, 1884, p. 103, et *Le granite de Rostrenen, ses apophyses et ses contacts*. Ann. de la soc. géol. du Nord, t. XII, p. 1). On trouve, en effet, indiquées dans ces descriptions, bon nombre de particularités du métamorphisme de Bastogne. Ainsi, M. Barrois a retrouvé, autour du granite de Morlaix, des roches amphiboliques vertes semblables à celles de Bastogne. L'amphibole est uniquement développée dans certaines strates spéciales qui alternent avec des schistes maclifères (XXIX, p. 892). On voit donc, comme nous l'avons dit plus haut, que l'absence de l'andalousite à Bastogne est due à l'absence de roches favorables à la production de cette remarquable espèce. Dans des quartzites micacés autour du même massif, M. Barrois a retrouvé des grenats à inclusions symétriquement disposées (XXIX, p. 891). Autour

Digitized by Google

du massif de Rostrenen, M. Barrois a signalé l'abondance dans les schistes de Plougastel de petites lamelles miroitantes de chloritoïde, minéral fort voisin de l'ottrélite et rangé avec elle dans la famille des clintonites qui ne sont donc pas, comme on l'affirme souvent, exclusivement caractéristiques du dynamométamorphisme. Dans ces mêmes roches à chloritoïde, M. Barrois a indiqué la présence de cavités rhombiques dues à la disparition de la chiastolithe et que l'on peut comparer, à bon droit, aux cavités clinoédriques de Bastogne et dont le mode de disparition, proposé par M. Barrois, peut servir à élucider la disparition encore si mystérieuse du clinoèdre de Bastogne (XXIX, p. 853). L'analogie est encore complétée par la ressemblance des porphyroïdes de Goarec (XXIX, p. 851) avec les roches feldspathiques de Remagne. D'ailleurs, par leur ampleur, par la largeur des auréoles qui atteignent jusque 4 kilomètres, par la distribution capricieuse du métamorphisme, par l'action infiniment plus vive sur le schiste que sur le grès, les phénomènes métamorphiques bretons rappellent, même dans les grandes lignes, ceux de l'Ardenne.

Ce n'est pas seulement en Bretagne que l'on a observé l'ilménite dans les auréoles granitiques. M. Ch. Barrois a encore reconnu la présence de ce minéral dans les Asturies, où il est disséminé (métamorphisme général) dans les schistes de l'auréole externe et au contact de l'auréole moyenne des massifs granitiques de Lugo et de Boal. Ce minéral y présente tout à fait les mêmes caractères qu'à Bastogne, ce qui a été confirmé par l'examen qu'a fait A. Renard des préparations de M. Barrois. (Cf. Ch. Barrois, *Recherches sur les terrains anciens des Asturies*, etc., in-4°, Lille, p. 94). M. Zirkel a aussi trouvé l'ilménite dans les schistes siluriens métamorphosés par l'intrusion des granites des Pyrénées (Zirkel, *Zeitz. d. deuts. Geol. Ges.*, t. XIX, 1868, p. 179).

11° Les nodules sporadiques de Bastogne présentent ce phénomène de la concentration des pigments foncés disséminés dans les roches des auréoles du métamorphisme de contact. A Bastogne, comme dans les taches et les amas cristallins de ce métamorphisme, mais à un plus haut degré encore, le graphite et le manganèse se sont accumulés dans les nodules qui sont toujours plus foncés que les roches encaissantes.

Digitized by Google

Après avoir essayé de prouver que l'hypothèse du métamorphisme plutonien est vraisemblable pour la zone de Bastogne, il nous reste à montrer que cette hypothèse, avec les corollaires que nous en avons tirés (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, p. 119), peuvent servir à expliquer les traits caractéristiques du métamorphisme de Bastogne. Dans les lignes que nous venons de consacrer à la discussion de la théorie plutonienne, on trouvera assez de développements sur la théorie elle-même et sur les corollaires *a*, *b* et *c*, pour qu'il soit inutile d'y revenir ici. Mais les trois derniers corollaires appellent quelques explications.

Corollaire *d*. En supposant que le massif éruptif de Bastogne présente une surface très inégale et qu'il puisse, à cause de cela, être tantôt plus rapproché, tantôt plus éloigné de la surface du sol, nous émettons une hypothèse dont la possibilité est démontrée par de nombreux exemples observés et décrits à l'étranger. Au moyen de cette bien simple hypothèse, nous pouvons expliquer ce fait que nous avons signalé, de l'irrégularité de distribution du métamorphisme dans la zone. On n'a qu'à tenir compte de l'éloignement ou du rapprochement de la masse éruptive pour connaître la raison de l'existence de centres de concentration de métamorphisme ou inversement de lambeaux inaltérés au milieu de massifs où l'uniformité des caractères lithologiques et tectoniques aurait dû faire prévoir l'uniformité des transformations. Pour ne citer qu'un fait, mais c'est le plus intéressant de tous, nous croyons que le métamorphisme si particulier de la région de Remagne est dû au voisinage plus grand du massif éruptif sous cette région. Nous appuyons cette opinion sur les raisons suivantes :

1° C'est dans cette région que l'on trouve les schistes tachetés si caractéristiques de l'action granitique. Il serait impossible de distinguer, microscopiquement bien entendu, ces schistes tachetés de certains *Fleckschiefer* des auréoles du granite de Schneeberg dans l'Erzgebirge.

2° Mais ce qui est surtout important, c'est la généralisation dans cette région du développement de la séricite, de la phyllite, du mica et qui donne à presque toutes les roches un aspect soyeux, luisant, pseudo-gneissique. Or, tous les auteurs qui ont décrit les auréoles métamorphiques sont juste-

Digitized by Google

ment unanimes à signaler l'apparition, au voisinage immédiat du granit, de roches fortement cristallines rappelant absolument l'aspect des schistes cristallins archéens. La ressemblance des roches de Remagne avec celles produites par le dynamométamorphisme pourrait donc être due à l'intrusion très voisine d'une partie du massif éruptif, dont la poussée expliquerait ainsi la superposition du phénomène dynamique au phénomène plutonien (plutono-métamorphisme).

3° Nous aurions une preuve décisive du bien-fondé de notre opinion, s'il était démontré que le feldspath des roches de Remagne est d'origine plutonienne, en d'autres mots si les schistes porphiriques de Remagne étaient identiques aux porphyroïdes de Bretagne, etc. Dans ce cas, on saurait, en effet, que la roche éruptive doit être, au moulin de Remagne, non seulement bien près, mais même à quelques mètres de là. On sait, en effet, par des exemples multipliés, que l'apport de matières exomorphes et tout particulièrement du feldspath ne se fait au contact du granit que dans une zone fort étroite, souvent de quelques mètres à peine, et tout à fait contiguë à la roche éruptive.

Nous croyons aussi que l'on peut supposer que l'ensemble de la masse éruptive est plus près de la surface du sol, dans la moitié occidentale de la zone, à cause du grand et beau développement dans les schistes de Bertrix, de la variété de mica ferreux, brunâtre, qui se présente, en effet, de plus en plus abondante au fur et à mesure qu'on se rapproche du massif éruptif, dans les auréoles classiques. Cette opinion, fort accessoire d'ailleurs, serait sans fondement si, par une étude pétrographique ou chimique on venait à montrer que le développement de la biotite dans cette partie de la zone, tient à la nature particulière des schistes de Bertrix et n'a donc pas une origine profonde.

Corollaire *e*. Nous touchons ici à un point capital car c'est ici que nous pourrons combattre cette objection, si souvent lancée contre le métamorphisme plutonien de Bastogne, qu'il repose sur une hypothèse gratuite, sur l'influence d'une roche éruptive que personne n'a jamais pu voir. Or il est bien facile de répondre à cela. Précisément les caractères du métamorphisme de Bastogne prouvent que la roche éruptive ne peut pas être à proximité et que, par

Digitized by Google

conséquent, on ne peut pas s'étonner de ne pas voir affleurer cette roche. Je m'explique.

Si l'on consulte les descriptions qui nous ont été données des auréoles périphériques de massifs granitiques, on constate qu'au milieu de nombreuses variations, il y a cependant quelques grandes lignes communes à tous les gisements. Un de ces grands caractères communs, c'est que les massifs sont entourés d'auréoles concentriques dont le métamorphisme va graduellement en diminuant en s'éloignant du centre plutonien. A l'appui de ce que je viens de dire, je citerai, parmi tant d'autres, les descriptions devenues classiques de H. Rosenbusch, *Sie Steiger Schiefer und ihre Contactbildungen an der Graniten von Barr-Andlau und Hohwald.* Strasbourg, 1877, Ch. Barrois. *op. cit.*, W. C. Brögger, *Die silurischen Etagen 2 und 3 im Kristianiagebiet.* Christiania, 1882; K. Lossen, *Ueber den Ramberg-Granit und seinen Contacthof, etc.*, Berlin, 1882. Il ressort de leurs études que là où les phénomènes de contact sont visibles au complet, on constate que la zone la plus éloignée de la roche éruptive est constituée par des roches présentant des amas cristallins au sein de roches peu ou pas altérées. Dans la deuxième zone, plus rapprochée, les amas cristallins augmentent de volume, se rapprochent les uns des autres et sont enveloppés dans des roches déjà cristallines. Enfin la troisième zone, contiguë à la roche éruptive ne renferme plus d'amas cristallins, est entièrement formée de roches cristallines et présente souvent des roches très massives (cornéennes, leptynolites, etc.). Il n'est pas difficile de voir que le métamorphisme de Bastogne constitue un cas particulier de la deuxième zone. Comme l'épaisseur de chaque zone peut atteindre plusieurs centaines de mètres, la troisième zone qui commence seulement à se manifester à Bastogne par l'apparition sporadique de la cornéite, cette troisième zone, dis-je, interpose probablement plusieurs centaines de mètres de roches entre la surface du sol et le massif éruptif, et l'on ne doit point s'étonner de n'avoir jamais vu cette roche éruptive. Doit-on pour cela se donner les airs d'un doute savant et se refuser à admettre l'existence de ce massif; dans ce cas, cela reviendrait à dire que la science géologique n'est plus bonne à rien. Ce que nous voyons dans la croûte terrestre est toujours infiniment peu de chose en compa-

Digitized by Google

raison de ce que nous ne voyons pas et justement la géologie est la science qui nous permet de nous élever par l'observation des choses visibles à la connaissance des choses invisibles.

Corollaire *f*. Dans le cours de ce travail, nous avons signalé plusieurs particularités remarquables de la région. Nous rappellerons spécialement les filons quartzeux, l'allure en chapelet des bancs de grès, le clivage schisteux, la localisation de la texture phylladeuse, etc. Nous croyons que l'on peut facilement expliquer ces particularités en admettant que l'intrusion de la roche éruptive s'est faite et que partant le métamorphisme existait avant les grands mouvements du ridement de l'Ardenne rhénane. Voici comment on peut, je pense, prouver la chose.

Nous parlerons d'abord des filons quartzeux, souvent très remarquables par leurs belles lamelles de bastonite. Si l'on observe la plupart des coupes qui figurent dans ce travail, et la chose est vraie pour quantité d'autres que nous avons étudiées, on ne peut s'empêcher de voir que ces filons diffèrent totalement des innombrables veines de quartz si abondantes dans toute l'Ardenne et qui constituent tantôt de vrais et puissants filons, comme celui de Mousny (Ortho), tantôt un réseau de veines minces ramifiées à l'infini dans les roches quartzeuses. Ceux-ci se font remarquer par leur nombre relativement petit, par leur grosseur qui peut atteindre un mètre et est souvent de 0^m25, par l'absence complète de bifurcations ou de ramifications, par leur faible longueur, par leur disposition perpendiculaire à la stratification dans l'immense majorité des cas, par leur section souvent nettement fusiforme, par leur localisation fréquente, tantôt juste dans l'étranglement, tantôt dans le renflement des bancs de grès en chapelet. Il y a là un tel ensemble de caractères spéciaux qu'il a dû falloir pour les produire un concours et une succession de causes bien spéciales aussi.

Tout d'abord, en examinant les coupes, on ne saurait se défendre de l'idée que toutes ces crevasses, failles ou filons quartzeux n'aient été à l'origine des crevasses béantes, ouvertes, produites par tassement, dessication, retrait, baillement des bancs de grès où ces formations sont presque entièrement confinées. La pression tangentielle, parallèle aux bancs, provenant

Digitized by Google

d'un mouvement de ridement de l'écorce terrestre, n'a dû jouer aucun rôle dans leur production, car une pression semblable aurait eu immédiatement pour effet de boucher et de serrer des crevasses semblables, ou bien si elle en avait produit, leur direction serait justement à angle droit avec leur direction actuelle ; elles seraient parallèles aux plans de stratification. Seule une pression normale à la stratification a pu produire des crevasses baillantes, également normales à la stratification. Nous démontrerons que toutes ces crevasses sont antérieures aux grands mouvements de ridement et de plissement de cette partie de l'Ardenne et, par conséquent, il est presque superflu de le dire, il faut chercher ailleurs que dans ce ridement l'origine de ces crevasses.

Nous ne voyons pas de cause plus logique à faire intervenir que celle de l'intrusion, sous la région, d'un puissant massif granitique. Cette intrusion, en effet, se produisant sous les strates alors encore à peu près horizontales, a fourni la pression perpendiculaire à la stratification dont nous parlions tantôt. En même temps, la zone de Bastogne se soulevant et se bombant légèrement sous l'influence de la venue de la roche éruptive, peut-être en vertu d'un processus laccolithique, cette région, dis-je, s'est crevassée et l'inégalité des pressions a dû nécessairement provoquer des tassements et des rejets. En même temps, le métamorphisme se produisant, les roches se déshydratant et devenant cohérentes, des fissures de retrait, se sont produites, fissures qui, comme la plupart des fissures de retrait, étaient fusiformes, le retrait étant plus énergique au cœur des bancs. Il nous semble que par cette hypothèse (ce n'est pas autre chose qu'une simple hypothèse), on peut expliquer toutes les particularités des filons quartzeux que nous avons signalées plus haut. Les crevasses, peu de temps après leur formation, se sont rapidement remplies de quartz, souvent avec bastonite, par exsudation des parois et par suite de l'abondance si connue de la silice dans les phénomènes de contact.

Tous ces phénomènes, quelles que soient leurs causes, ont dû se produire avant les poussées du grand ridement, la chose est absolument certaine. La plupart des crevasses se sont remplies de quartz, d'autres se sont remplies d'éboulis des parois (fig. 9, p. 21) où même de paquets de couches

Digitized by Google

(fig. 10, p. 22). Il est possible que les phénomènes que nous venons de décrire se soient même étendus sur le pourtour de la zone et de la voûte centrale, et c'est pour cela que nous avons observé les mêmes filons quartzeux dans une bande de terrain hunsruckien non métamorphique qui longe la zone vers le nord.

L'antériorité du crevassement et du remplissage des filons par rapport au grand ridement est absolument manifeste sur un très grand nombre de coupes. C'est parce que les crevasses étaient déjà remplies et solidifiées, en quelque sorte, que la forte poussée tangentielle venant du sud n'a pu les faire disparaître. Au contraire, c'est grâce à la préexistence des filons quartzeux et des crevasses que l'on peut expliquer l'allure en chapelet et l'allure en petites voussettes, uniques en Ardenne, que présentent les bancs de grès de la région. Si ces bancs de grès n'avaient pas présenté des fissures, la poussée tangentielle du grand ridement les auraient plissés en voûtes ou bassins ordinaires; ou bien, si la poussée avait été trop forte, elle aurait déterminé la production de failles inverses de refoulement. Au lieu de cela, chaque compartiment d'un banc de grès, devenu indépendant de ses voisins dont il était séparé par un joint quartzeux, s'est arqué, pour son compte, en une petite voussette (fig. 2, p. 17) ou bien s'est renflé en saucisson ou grain de chapelet (fig. 19, p. 55). Lorsque la poussée tangentielle du ridement a été très inégale, elle a imprimé aux filons quartzeux des allures qui démontrent encore mieux l'antériorité de ces filons. On voit, en effet, que ces filons ont été couchés, amincis, étirés par la poussée (fig. 19, p. 55). Dans ce cas les filons laminés, striés, polis, montrent bien leur antériorité aux pressions qu'ils ont subies. Dans d'autres cas, la poussée a déterminé des glissements suivant les joints de stratification, glissements qui ont replié, coupé et rejeté les filons quartzeux (fig. 26, p. 62). Dans d'autres coupes très nombreuses, on voit que les compartiments de bancs de grès tronçonnés se sont parfaitement plissés, sans pouvoir naturellement oblitérer les crevasses à cause de leur remplissage (fig. 41). Dans le cas absolument probant de la figure 8, page 21, on voit admirablement comment un petit banc fragmenté avec filons fusiformes a subi ensuite une forte poussée unilatérale. Sous l'influence de cette poussée, des filons quartzeux se sont infléchis,

Digitized by Google

repliés; d'autres, restés adhérents, ont été entraînés avec des compartiments de grès au milieu de schistes encaissants. Mais la preuve la plus décisive d'antériorité est fournie par la coupe, figure 4, page 19, dont l'examen se passe de commentaire.

Dans certains cas même, il semble que la formation des nodules sporadiques soit antérieure au crevassement lui-même. Ainsi, dans la figure 41, on voit à la partie sud de la coupe des nodules métamorphiques redressés en même temps que les bancs de grès dans lesquels ils sont contenus et se repliant comme eux au contact d'une faille quartzeuse. Dans le gros nodule de la partie nord de la coupe, on voit une faille avec remplissage de quartz rejeter manifestement de part et d'autre le nodule qu'elle coupe. Dans d'autres cas, on voit les nodules métamorphiques simplement traversés par des crevasses quartzeuses sans rejet (fig. 20). Enfin, dans la figure 26, on voit la poussée tangentielle venant du sud, replier, couper et rejeter les filons quartzeux. D'après ce que nous avons figuré sur la figure 5, on voit aussi que les pressions qui ont developpé dans les schistes le clivage schisteux, ont eu pour conséquence d'incliner les crevasses quartzeuses pour les rendre parallèles à ce clivage schisteux. Les crevasses quartzeuses préexistaient donc dans le banc de grès.

Nous croyons donc pouvoir déduire de tout cela que le métamorphisme s'était déjà produit avant le ridement de la contrée et que ce métamorphisme avait déjà donné naissance dans la zone de Bastogne à des massifs inégalement consolidés, inégalité provenant de l'inégalité d'action du métamorphisme lui-même. Lors du ridement de l'Ardenne rhénane, les massifs fortement métamorphosés et très consolidés n'ont pu se prêter à la production du clivage schisteux, tandis qu'entre ces massifs, les roches métamorphosées pouvaient se cliver. Voilà sans doute l'explication de la distribution si irrégulière du clivage schisteux dans l'intérieur de la zone métamorphique. La zone métamorphique tout entière avec son noyau granitique et le massif déjà consolidé du cambrien de Rocroi ont joué le rôle d'un grand obstacle contre lequel sont venues se plisser et se laminer les roches du bord nord du bassin de Neufchâteau.

C'est probablement là, en partie, la raison de l'existence de la bande

Digitized by Google

phylladeuse et ardoisière dont nous avons rappelé l'existence sur ce bord nord (p. 28). Cette bande phylladeuse doit cependant aussi une bonne partie de sa texture phylladeuse à la nature très finement argileuse de ses sédiments à caractère plus pélagique. Lorsque la zone métamorphique de Bastogne, entraînée à son tour dans le mouvement de translation vers le nord, s'est mise en mouvement tout d'une pièce, elle a comprimé contre le massif cambrien de Stavelot et la presqu'île taunusienne de Grand-Halleux les sédiments argileux hundsruckiens du bassin de Houffalize et leur a imprimé ce clivage schisteux si développé qui les caractérise.

CHAPITRE IV.

Conclusions.

Arrivé au terme de cette longue étude, nous nous trouvons donc en face de deux solutions du problème. Il nous semble que le choix ne peut guère être douteux. D'un côté, nous avons la solution du métamorphisme plutonien qui se recommande par sa grande simplicité, par l'accord entre les faits observés et la théorie et qui n'a contre elle que le fait de reposer sur une base hypothétique. Si, pour éviter cet obstacle dont nous avons démontré l'inanité, on tombe dans l'hypothèse dynamique, on est entraîné dans un dédale de complications, d'illogismes, et l'on doit faire appel à des agents secondaires dont l'existence est autrement problématique.

Digitized by Google

TROISIÈME PARTIE

ANNEXES

ANNEXE N° 1.

Age des roches de la région de Bastogne.

Dans le chapitre qui porte le même titre, au commencement de ce travail, nous avons promis de donner en détail les raisons sur lesquelles nous nous sommes appuyé pour admettre les idées de Dumont plutôt que celles de Gosselet, concernant l'âge de certaines des roches de Bastogne.

Dans plusieurs de ses publications (III, IV, V, VII) et dans son grand ouvrage l'*Ardenne*, Gosselet a exposé que : « Les phyllades de Laforêt, les schistes aimantifères de Paliseul, les schistes biotitifères de Bertrix, les schistes gris de Sainte-Marie, les schistes ilménitifères de Bastogne, ne sont que des facies différents d'une même assise des schistes de Saint-Hubert (gedinien supérieur) ». Dumont range les trois derniers facies dans le taunusien et les phyllades de Laforêt et les schistes de Paliseul dans le gedinien supérieur.

A l'appui de son opinion, Gosselet a fait valoir mainte fois l'argument suivant qui a une très grande valeur : « On verra plus loin que l'étage taunusien est représenté dans le golfe de Charleville et le bassin de Neufchâteau par des schistes noirs, plus ou moins ardoisiers. On peut suivre ces schistes depuis Joigny, sur la Meuse, jusque Neufchâteau. A Joigny, ils

Digitized by Google

reposent sur les phyllades de Laforêt, au sud de Paliseul sur les schistes biotitifères, au nord de Neufchâteau sur des schistes gris, etc. Si l'on admettait que chacune de ces roches constitue des assises différentes d'âge, il faudrait aussi supposer que ces différentes assises émergent successivement de dessous les ardoises coblenziennes et n'existent pas dans le golfe de Charleville. Or, on verra plus loin qu'il n'y a pas de lacune sur les bords de la Meuse et que les phyllades ardoisiers d'Alle correspondent à l'assise d'Anor, tandis que les phyllades de Laforêt représentent l'assise de Saint-Hubert. On est donc conduit forcément à placer les schistes biotitifères au même niveau que les phyllades de Laforêt et que les schistes aimantifères (VIII, p. 236) ».

Nous allons donc examiner de près les différents points soulevés par l'argument de M. Gosselet. Disons tout d'abord que personne ne prétend que tous les facies signalés plus haut, auxquels il faut encore joindre le facies des grès de Libramont, soient des assises différentes d'âge. Pour Dumont, comme pour tous ceux qui ont suivi ses idées, la question se réduit à savoir s'il y a deux groupements à établir, l'un comprenant les schistes de Bertrix, de Sainte-Marie et de Bastogne et qui serait taunusien, l'autre comprenant les schistes de Paliseul, les phyllades de Laforêt et les grès de Libramont, et qui serait gedinien. La question est de savoir si toutes ces couches sont gediniennes, comme le pense M. Gosselet, tandis que M. Dumont adopte la première manière de voir.

A. Dumont avait parfaitement reconnu que des assises peuvent présenter de grandes variations de facies latéraux. On peut en voir quantité d'exemples dans son mémoire sur le terrain rhénan, dans ses notes de voyage, et sa carte géologique en fait foi. Cependant, il est juste de dire que cette féconde idée des facies a surtout été mise en lumière par Gosselet, qui lui a donné de grands développements. Mes levés géologiques n'ont fait que confirmer l'existence de ces facies et m'ont même permis d'en reconnaître encore de nouveaux que je signalerai plus loin en décrivant les roches de la région.

Il reste donc à discuter dans l'argumentation de M. Gosselet ce fait que, dans l'hypothèse de Dumont, il devrait y avoir au moins une lacune entre les phyllades d'Alle et les phyllades de Laforêt, dans la vallée de la Meuse

Digitized by Google

et ensuite que, toujours dans l'hypothèse de Dumont, l'assise qui fait défaut devrait émerger vers l'est de dessous les phyllades ardoisiers d'Alle. Or, d'après Gosselet, il n'y aurait pas lacune dans la vallée de la Meuse, d'où absence de transgression et inutilité de faire émerger des assises vers l'est de dessous les phyllades ardoisiers.

A cette argumentation de M. Gosselet, nous pouvons répondre par les considérations suivantes :

1° M. Gosselet n'a nullement prouvé que dans la vallée de la Meuse, toute l'assise de Saint-Hubert soit représentée ainsi que tout le taunusien, par conséquent, il n'a pas prouvé qu'il n'y avait pas de lacune. Dans l'état des choses, il serait impossible à n'importe qui de prouver qu'il y a lacune, comme, d'autre part, il serait non moins impossible de prouver qu'il n'y a pas lacune. Il faudrait pour cela connaître la succession complète lithologique et faunique des strates de ces deux étages. C'est ce que personne ne saurait prétendre pour le moment et c'est ce que l'on ne connaîtra pas d'ici longtemps. Nous ne savons donc pas s'il y a lacune ou non, de même pour la transgressivité et l'émergence.

Ce que nous savons, c'est que des lacunes, des transgressivités et des émergences peuvent logiquement exister, car dans toute l'Ardenne, et pendant tout le devonien inférieur, ces phénomènes se sont produits, et M. Gosselet, après Dumont, en a signalé plusieurs exemples. Dans la mer peu profonde et variée où se déposaient les sédiments rhénans, la mobilité du fond de la mer et les caprices de la sédimentation ont produit bien des lacunes et des transgressions. Signalons les trois faits suivants, admis de tous.

a) Pendant le gedinien, le massif cambrien de Serpont était exondé et aucune des assises du gedinien inférieur ne l'a recouvert. Il n'a été envahi par l'eau que lors du commencement de l'assise de Saint-Hubert (gedinien supérieur). C'est M. Gosselet qui, le premier, a mis en lumière cette lacune et cette transgressivité que je considère comme absolument fondée.

b) Pendant le taunusien, le bord sud du golfe de Charleville ne voyait pas ou presque pas se déposer de sédiments taunusiens bien développés

Digitized by Google

cependant, à une bien faible distance de là, sur le bord nord du même golfe. Dumont et Gosselet admettent, en effet, l'absence presque complète du taunusien, au fond du golfe de Charleville. Les levés géologiques de M. Dormal montrent que la lacune est loin d'être aussi complète, mais, en tous cas, et la chose est extrêmement importante pour notre thèse, en suivant ce taunusien du bord sud du golfe de Charleville, sur les cartes de M. Dormal, on le voit prendre graduellement, de l'ouest vers l'est, un développement de plus en plus considérable et émerger graduellement, en quelque sorte, de dessous les sédiments hunsruckiens. Ainsi donc cette émergence d'une assise et même de tout un étage, dont M. Gosselet nie l'existence sur le bord nord du golfe de Charleville et du bassin de Neufchâteau, nous la voyons réalisée, à la même époque, non loin de là, sur le bord sud, et M. Gosselet en admet la réalité à en juger d'après la carte annexée à son grand ouvrage l'*Ardenne*.

c) M. Gosselet, le premier, a montré l'absence de l'étage ahrien, sur le pourtour du bassin de Villers-la-Bonne-Eau, donc toujours dans la région qui nous occupe. Mes levés et ceux de M. Dormal n'ont fait que prouver le bien-fondé de cette lacune.

Ainsi donc l'argumentation de M. Gosselet n'a pas la portée qu'il lui attribuait et ne rend pas inadmissible l'hypothèse de Dumont. Ayant donc montré que cette hypothèse est dans l'ordre des possibilités, il nous reste à montrer sa réalité par des preuves de fait.

2° Comme nous l'avons déjà dit, la preuve la plus péremptoire de l'âge d'un terrain, sa faune, est difficilement applicable ici. Néanmoins ce que l'on sait parle en faveur de l'attribution des roches de Bastogne au taunusien. Sandberger avait, en effet, reconnu la présence de *Spirifer macropterus* et de *chonetes sarcinulata* dans les roches métamorphiques de Bastogne qui lui avaient été soumises par Dumont (IX, p. 5). Certes on ne connait absolument aucun fossile dans l'assise gedinienne de Saint-Hubert et on pourrait peut-être supposer que ces deux fossiles s'y rencontrent, mais la chose paraîtra tout à fait improbable, vu que ces deux fossiles, fort abondants dans le hundsruckien, l'ahrien et le couvinien inférieur, ne descendent même pas

Digitized by Google

jusque dans le taunusien. A en juger d'après ces fossiles, ce n'est pas vieillir les roches de Bastogne qu'il faudrait faire, mais, au contraire, les rajeunir en les rapportant au hundsruckien (*spirifer macropterus* = *sp. paradoxus*).

3° Pour démontrer le synchronisme de deux facies lithologiques, abstraction faite de la paléontologie, il n'y a d'autre moyen que de les suivre sur le terrain en observant le passage graduel et latéral d'une roche à l'autre. Jamais, en effet, dans la nature, les roches ne changent brusquement de nature sans un bouleversement qui n'est pas lié à la sédimentation. Abandonnée à elle-même, celle-ci ne se modifie que graduellement. Or, à cet égard, le bord nord de la région est très instructif. Ainsi dans les environs de Saint-Hubert, le taunusien est composé de schistes noirs fins, presque phylladiques, enveloppant des bancs isolés ou des masses lenticulaires de grès gris clair ou gris noirâtre (VIII, p. 276). En s'avançant vers l'Est, ce taunusien projette vers le nord-est des digitations dont la constitution lithologique varie progressivement d'une façon très instructive pour notre sujet. Ainsi dans la grande presqu'île de Grand-Halleux, le taunusien présente tout à fait le facies de haut-fond d'Anor. On n'y voit que des schistes blanchâtres et jaunâtres avec de puissantes masses de grès blanc très continues. Plus à l'est, la presqu'île du Bois de Chabry montre déjà une prédominance de l'élément argileux, et on y voit dominer les quartzophyllades et les phyllades. Cependant il s'y trouve encore de puissantes masses de grès blanc anoreux qui donnent au bois de Chabry son relief et ses caractères. Mais ces grès sont lenticulaires, car dans le prolongement des couches vers le sud-ouest, les tranchées de la grand'route de Bastogne à la barrière de Champlon, ne présentent que des phyllades et des quartzophyllades qui, plus à l'ouest encore, vers Lavacherie et Amberloup, ont absolument pris le caractère zonaire et l'aspect des roches de la région de Bastogne. Enfin, dans la presqu'île de Bastogne elle-même, on se trouve devant un complexe où le quartzophyllade zonaire joue le rôle principal et où apparaît même le phyllade pur ou sableux. Le grès facies anoreux y est absolument exceptionnel et les grès assez abondants par places ont pris un

Digitized by Google

aspect stratoïde, par suite de fines intercalations phylladeuses. Toutes ces transformations sont faciles à suivre de proche en proche. Dans la presqu'île de Bastogne, si l'on trace une coupe de l'axe de la voûte au bord nord, il est absolument impossible de voir d'autres différences entre les roches rapportées par Gosselet tantôt au taunusien, tantôt au gedinien, que des différences dues au métamorphisme, qui n'a rien à voir avec la question. On s'aperçoit, aux changements notables que M. Gosselet a dû introduire dans sa classification et dans ses cartes, de la difficulté qu'il y a à établir des coupures logiques et faciles dans cet ensemble. En réalité, il y a là un complexe fondamental de quartzophyllade zonaire dominant qui, d'un côté, passe graduellement à du grès pur en passant par des grès stratoïdes, et de l'autre, passe au phyllade noir à empreintes végétales par l'intermédiaire de phyllades sableux. Ce complexe présente de nombreux plissements et, par conséquent, de nombreuses réapparitions de tous ces types lithologiques s'étendant d'un bord à l'autre de la voûte jusqu'au moment où l'on arrive au psammite et à la grauwacke avec une faune hundsruckienne incontestable. Malgré des recherches attentives, surexcitées encore par la connaissance du problème à résoudre, je n'ai pu trouver aucune division naturelle à établir dans la vaste région que j'ai, à la suite de Dumont, teintée comme taunusien. L'observation m'a montré qu'il n'y avait, naturellement, aucune importance à ajouter au caractère de la poussière verte fournie par les produits de décomposition des roches de l'axe de la voûte attribuées par Gosselet au gedinien. Cette couleur verte, sur l'importance de laquelle M. Gosselet lui-même ne s'est pas fait illusion (voir p. 193), n'est nullement spéciale à cette partie de la région. Elle ne s'observe que là où dominent en sous-sol, les grès stratoïdes. Quand les phyllades noirs dominent, le sol est noirâtre. Ce qui est vrai, c'est que dans cette partie de la région, par un fait connu depuis longtemps, les grès sont beaucoup plus altérables et colorent plus facilement le sol. Mais ce fait est dû au métamorphisme et n'a donc rien à voir avec la question d'âge.

Si nous continuons à suivre le taunusien de la presqu'île de Bastogne dans son retour vers le sud-ouest, vers le bord nord du bassin de Neuf-

Digitized by Google

château, nous le voyons reprendre graduellement les caractères qu'il avait dans la région correspondante sur le bord nord du massif de Rocroi et de Saint-Hubert, c'est-à-dire qu'il devient de plus en plus phylladique avec des intercalations lenticulaires de grès. Nous pensons, en effet, que ce n'est pas au gedinien de Paliseul et de Laforêt que passent les couches de Sainte-Marie, de Bertrix et de Bastogne, mais bien au phyllade ardoisier d'Alle. Ce phyllade ardoisier d'Alle, très peu développé dans le Grand-Duché, va en augmentant de plus en plus d'importance vers le fond du golfe de Charleville. En arrivant dans les environs de Bertrix, de Fays-les-Veneurs et sur la Semois, on voit le taunusien litigieux prendre de plus en plus le caractère phylladeux, les schistes devenir de plus en plus fissiles et on y voit s'intercaler de véritables bandes de phyllade ardoisier (1). En même temps, la partie supérieure du taunusien ou phyllade d'Alle (Cb1b de la carte géologique) acquiert une puissance beaucoup plus grande, vraisemblablement au détriment du taunusien inférieur. D'ailleurs, nous pouvons faire remarquer que, si ce taunusien inférieur manque, comme le dit M. Gosselet, dans la vallée de la Meuse, il existe encore, à une lieue de la Meuse, sur la frontière belge avec une largeur de 400 mètres et que, partant, la lacune est loin d'être complète. En même temps le taunusien supérieur (Cb1b) a pris lui une largeur de près de 1,400 mètres et, par conséquent, l'importance relative des deux assises du taunusien est, à la frontière française, exactement l'inverse de ce qu'elle est à la frontière du Grand-Duché. Quoique

---

(1) Au sujet de cet enchevêtrement du phyllade ardoisier dans le taunusien biotitifère et ilménitifère inférieur, on peut lire les descriptions si complètes de la région Alle-Neufchâteau données par M. Gosselet (VIII, pp. 299-302, VII, pp. 345-351).

C'est d'ailleurs à M. Gosselet que l'on doit la détermination exacte de l'âge taunusien des phyllades d'Alle. A la suite de découvertes paléontologiques faites dans ces roches par M. Jeannel, dans la vallée de la Meuse, il a signalé depuis longtemps que les phyllades d'Alle correspondent au grès d'Anor (taunusien) par leur faune XIII, page 288. Je pense donc que c'est à tort que, dans la légende de la carte géologique de Belgique, on a constitué avec le phyllade d'Alle, une assise supérieure du taunusien (Cb1b). Cela n'est vrai que vers la frontière du Grand-Duché. Dans la vallée de la Meuse, je pense que les phyllades d'Alle représentent tout le taunusien.

Digitized by Google

cette question de l'épaisseur relative des terrains n'ait pas une très grande importance, il n'en est pas moins intéressant de s'en occuper, lorsque l'on voit cette épaisseur présenter des variations corrélatives à des modifications de facies, liées elles-mêmes à des changements dans les conditions géographiques. Or, c'est bien ce qui paraît avoir lieu dans l'espèce.

En effet, si nous envisageons le grand massif de taunusien de la presqu'île de Bastogne avec les deux bandes qui s'en détachent vers l'ouest pour embrasser au nord et au sud le massif de Rocroi, nous y constatons des faits remarquables. La grande différence que l'on observe entre les sédiments coblenciens du bassin de Neufchâteau et ceux du bassin de Dinant montre que déjà pendant le taunusien la voûte centrale de l'Ardenne constituait tout au moins un haut-fond. Dans ces parages, la sédimentation argilo-sableuse devait être fort active, si l'on en juge d'après la puissance du taunusien dans la région de Bastogne. Comme on peut le voir sur les coupes, même abstraction faite de plissements qui auraient passé inaperçus, l'épaisseur du taunusien est très forte, puisque dans la coupe, on ne voit même pas la base de l'étage. Au fur et à mesure qu'on s'avance vers l'ouest, dans les deux bandes dont nous venons de parler, on voit l'épaisseur du taunusien diminuer fortement en même temps que le caractère des roches se modifie et que s'accentue le caractère pélagique, phylladeux des sédiments. Ce caractère phylladeux est surtout accentué dans la bande du sud et a sa plus haute expression dans les phyllades ardoisiers avec bancs de calcaire de la vallée de la Semois.

La prédominance du facies phylladeux pour le taunusien en allant vers l'ouest expliquerait en même temps la forte réduction d'épaisseur de cet étage dans la même direction. On sait, en effet, que les sédiments phylladeux, pélagiques, sont toujours beaucoup moins puissants que leurs correspondants argilo-sableux côtiers.

Le parallélisme de ce passage lithologique dans la bande nord et dans la bande sud est une preuve à l'appui du passage latéral des roches de Bastogne aux phyllades ardoisiers d'Alle. Il serait possible de mettre ce passage latéral en pleine lumière par un levé détaillé des facies dans la région comprise entre Paliseul et Bertrix, et il est éminemment regrettable que feu

Digitized by Google

V. Dormal n'ait pas compris que c'est dans cette région que se trouve la solution du problème de l'âge des roches de Bastogne. Un levé au $^1/_{20000}$ plus détaillé et plus fouillé que celui qu'il a fait aurait tranché la question d'une façon définitive, alors qu'il s'est borné à nous donner une réédition de la carte de Dumont, sans aucune des modifications que réclamaient impérieusement les progrès que M. Gosselet avait fait faire à nos connaissances de la région.

Il me reste encore à ajouter que les différents facies présentent dans leur répartition géographique des particularités qui indiquent qu'ils ne sont pas uniquement et simplement des passages latéraux d'un type de roche à un autre. Ces facies sont tout au moins en partie des indices de succession de terrains. Ainsi lorsque l'on part de la pointe de la presqu'île gedinienne de Lavacherie vers le sud, puis vers le sud-ouest, on voit très nettement que les schistes gris de Sainte-Marie dont le facies commence à se présenter dès cette pointe, s'avancent vers le sud, en reposant sur le gedinien, qu'ils enveloppent dans tous ses plissements et qu'ils séparent du facies des schistes ilménitifères de Bastogne, par conséquent plus récent. Vers le sud, on voit, à son tour, les schistes biotitifères de Bertrix s'intercaler entre ces schistes de Sainte-Marie et les schistes gediniens de Paliseul, et passer graduellement au-dessus aux premiers, au-dessous aux seconds.

Après avoir examiné les variations latérales du taunusien, il nous reste à faire la même chose pour l'assise gedinienne de Saint-Hubert.

Aux environs de Saint-Hubert, l'assise présente les caractères typiques, mais en s'avançant vers le nord-est, elle forme une presqu'île assez étendue, inconnue avant mes levés et où très rapidement l'assise acquiert des caractères d'autant plus remarquables que ce sont ceux de la pointe du massif de Stavelot tournée vers elle, quoique pourtant bien éloignée. En effet, dans cette digitation, que j'ai appelée de Lavacherie, l'assise de Saint-Hubert est représentée par des schistes verts et jaune verdâtre, prenant des colorations bigarrées de rouge-brique par altération et montrant des bancs remplis de vacuoles tapissées de matière terreuse jaunâtre. Ces vacuoles proviennent vraisemblablement de la dissolution de petits nodules calcaires qui caractè-

Digitized by Google

risent les roches similaires (cornstones) du gedinien du massif de Stavelot et même du bord nord du bassin de Dinant. Dans ces schistes commencent à apparaître des bancs de quartzite et de grès, entre Tonny et Bonnerue, des deux côtés de la grand'route de Baconfoy à Recogne. Ce sont ces grès et ces quartzites qui, plus au sud, dans la digitation de Remagne, vont prendre, sous l'influenee du métamorphisme, des caractères si remarquables. Dans la région si intéressante comprise entre Bonnerue, Tillet, Remagne et Freux, on voit très bien ce fait important, que les schistes gediniens de la digitation de Lavacherie passent latéralement, non pas aux schistes gris de Sainte-Marie qui les avoisinent, mais à un complexe de roches, phyllades satinés, schistes sériciteux, quartzite, arkose, hyalitine, et qui doivent leurs caractères spéciaux au métamorphisme. Là aussi on voit le phyllade aimantifère gedinien s'intercaler entre ces roches et les schistes de Sainte-Marie, auxquels il est nettement sous-jacent. On arrive ensuite dans la région de Libramont, où j'ai cessé mes levés détaillés. Dans cette région, l'état des lieux et l'influence de la faille de Serpont font que plus que partout ailleurs, la géologie est embrouillée; aussi je n'ai pas encore d'idée bien arrêtée sur l'âge d'une partie des grès de Libramont. Plus à l'ouest, dans le canton de Paliseul, j'estime qu'un levé nouveau serait indispensable pour fixer les relations des grès de Libramont avec les schistes de Paliseul et de ceux-ci avec les schistes de Bertrix.

Pour résumer tout ce qui précède, j'ai réuni, sous forme de tableau, les différents facies que présentent les terrains autour du massif de Serpont, en indiquant quels sont leurs synchronismes probables. Dans chaque colonne, les terrains sont envisagés suivant des directions qui vont en divergeant radialement à partir de la grande presqu'île de Saint-Hubert. Les colonnes se suivent de gauche à droite, de façon à comprendre le pourtour de cette presqu'île, au nord, à l'est et au sud, donc dans le sens du mouvement des aiguilles d'une montre.

Digitized by Google

Tableau du synchronisme des différents facies lithologiques du devonien inférieur de la zone de Bastogne.

	I. Presqu'île de Grand-Halleux. Axe : Poix-Grand-Halleux.	II. Presqu'île du Bois de Chabry. Axe : Vesqueville-Houffalize.	III. Presqu'île de Bastogne. Voûte centrale de l'Ardenne. Axe : Moircy-Michamps.	IV. Direction transversale : Libramont-Longlier.	V. Direction oblique : Paliseul-Neufchâteau.
CAMBRIEN	—	—	Massif de Serpont.	Massif de Serpont.	
GEDINIEN inférieur Gc . . .	Schistes bigarrés de Poix.	Schistes bigarrés de Bras.	Lacune.	Lacune.	Phyllades bigarrés de Joigny.
			Arkose de Freux.	Faille.	
GEDINIEN supérieur Gd. . .	Schistes du Bois de Saint-Hubert.	Schistes celluleux du bois de Freyr.	Phyllades luisants.		
			Arkose de Remagne.	Grès de Libramont. Partie inférieure.	Schistes aimantifères de Paliseul.
			Phyllades aimantifères et ottrélitifères.		
TAUNUSIEN Cb1	Grès du Bois de Saint-Hubert.	Schiste de Ste-Marie. Partie inférieure.	Schiste de Ste-Marie. Partie inférieure.	Grès de Libramont. Partie supérieure.	Schistes biotitifères de Bertrix.
			Schiste de Ste-Marie. Partie supérieure.	Schiste de Ste-Marie. Partie supérieure.	
		Quartzophyllade d'Amberloup et grès blanc du Bois de Chabry.	Phyllade ilménitifère de Bastogne.	Phyllade ilménitifère de Bastogne. Partie supérieure.	Phyllade ilménitifère de Bastogne. Partie supérieure.
			Phyllade ardoisier d'Alle.	Phyllade ardoisier d'Alle.	Phyllade ardoisier d'Alle.
HUNDSRUCKIEN Cb2	—	—	—	—	—

Digitized by Google

ANNEXE N° 2.

La faille de Remagne.

La grande importance que présente pour notre sujet la question de la faille de Remagne nous engage à traiter ici, en détail, ce qui nous reste à en dire.

M. Gosselet, qui a lancé l'hypothèse de la faille de Remagne, en a longuement parlé dans plusieurs de ses ouvrages, d'où nous pourrons tirer le résumé et le classement suivant des faits les plus importants qui concernent cette faille (III, V, VIII) :

1° Origine de la faille. Dans leur mouvement de translation vers le nord, les roches devoniennes du bassin de Neufchâteau sont venues s'écraser contre le massif cambrien de Serpont, mais à l'est de celui-ci, ce mouvement de translation ne rencontrant plus la résistance que lui opposait, à l'ouest du massif, le plateau cambrien situé à une faible profondeur sous le devonien, il en est résulté un froissement et même une faille (VIII, p. 248).

2° Nature de la faille. La faille de Remagne est une isoparaclase, c'est-à-dire une faille dont le plan est presque parallèle à la stratification et dont le glissement se fait dans la direction même du sens des couches.

De telles failles sont toujours difficiles à reconnaître, car, le transport modifiant peu la position respective des strates, l'accident n'est guère reconnaissable que par le métamorphisme qu'il a produit (VIII, p. 755).

3° Effets de la faille : A) *Au point de vue stratigraphique.* La faille a produit un glissement latéral des couches du bassin de Neufchâteau sur celles du bassin de Dinant, de telle sorte que ces dernières paraissent s'enfoncer sous les couches du bassin de Neufchâteau de manière à simuler une stratification concordante (III, p. 179). A l'est du massif de Serpont,

Digitized by Google

sur le territoire de Bras, elle met en contact le cambrien et le devonien. Entre Seviscourt et Remagne, elle met en contact les schistes verts de Saint-Hubert et les schistes gris de Sainte-Marie. Au nord de Remagne, les grès taunusiens de Lavacherie arrivent en contact avec les schistes gris de Sainte-Marie. Entre Tillet et Bastogne, la lèvre nord de la faille est formée par les schistes noirs d'Amberloup, tandis que la lèvre sud est formée par les schistes de Bastogne. Au delà de Bastogne, les schistes ardoisiers coblentziens du bassin de Neufchâteau arrivent en contact avec les schistes noirs de Laroche, et il devient impossible de distinguer la différence des deux assises (III, p. 179).

B) *Au point de vue lithologique.* La quantité de chaleur mise en liberté par la production de la faille a été assez considérable pour produire des phénomènes de métamorphisme (VIII, p. 781).

Lorsque, précédemment, nous avons examiné les différentes théories émises pour expliquer le métamorphisme, nous avons longuement discuté le rôle possible de la faille de Remagne. Nous avons essayé de montrer que le concept de cette faille, purement théorique, reposait sur un raisonnement à cercle vicieux et qu'il n'y avait pas moyen d'expliquer le métamorphisme de la région de Bastogne par la faille de Remagne, en admettant même l'existence de celle-ci. Nous ne reviendrons donc plus sur ce point.

En examinant les autres faces de la question, qui reposent toutes sur des points de fait, nous allons montrer que cette existence même de la faille est bien problématique, pour ne pas dire plus. Nous suivrons dans cet examen l'ordre adopté dans le classement ci-dessus.

1° Origine de la faille. Lorsque nous voulons nous rendre compte des causes qui ont présidé à la production de nos failles les plus connues, nous nous heurtons le plus souvent à des difficultés insurmontables. Ces difficultés proviennent surtout de la grande imperfection de nos connaissances concernant les failles, dont la genèse, pour être connue, suppose une documentation complète. Nous voyons des failles sur quelques points, en coupe, et en coupe rien n'est plus facile que de tracer des failles, mais dans la géologie que j'appellerais volontiers à trois dimensions et qui est celle de

Digitized by Google

la nature, les choses sont autrement complexes. Rien d'étonnant donc que dans une région comme l'Ardenne et pour une faille théorique comme celle de Remagne, M. Gosselet ait éprouvé la plus grande difficulté à nous expliquer l'origine de sa faille. On s'en aperçoit à l'indécision et à la contradiction même qui se remarque dans les différentes explications qu'il a proposées. Ainsi, dans son magistral ouvrage, l'*Ardenne*, on trouve énoncée la cause suivante comme ayant produit la faille de Remagne : «... les derniers effets de la pression ont produit, à l'est de Serpont, un froissement et même une faille. Cette brisure est due à ce que le mouvement général de translation vers le nord ne rencontrait plus, à l'est de Serpont, la résistance que lui opposait à l'ouest le plateau cambrien situé à une faible profondeur sous le devonien de Gedinne et de Paliseul » (p. 248).

Au contraire, dans le même ouvrage, page 758, on trouve énoncée la cause suivante : « Lors du mouvement de translation des couches devoniennes vers le nord, le massif de Serpont et la crête de Bastogne agirent comme des points de résistance contre lesquels vinrent s'écraser les roches de Bastogne et qu'elles cherchèrent à forcer en glissant vers le Nord. Il en résulta une grande faille de glissement... » Ainsi donc, d'après le premier énoncé, la faille serait due à l'absence de résistance à l'est du massif de Serpont, tandis que dans le second énoncé ce serait, au contraire, la résistance de la crête de Bastogne, à l'est du massif de Serpont, qui aurait produit la faille. Ce qu'il y a de certain, c'est que nous connaissons peu de chose du mécanisme des mouvements qui ont affecté l'Ardenne. A l'époque où se sont produits ces mouvements, on sait, en tous cas, que cette région ne ressemblait guère à ce qu'elle est maintenant. Une énorme couverture de sédiments couvrait la surface actuelle labourée par des érosions multiséculaires. Dans de semblables masses de l'écorce terrestre, et étant donnée l'intensité des forces tectoniques, il me semble que c'est faire beaucoup d'honneur au cambrien de Serpont que de lui attribuer un rôle aussi efficace. Il ne faut pas, ce me semble, se laisser tromper par ce mot de massif attribué, bien généreusement, à cette petite masse de roches schisteuses sans résistance et perdues dans une énorme région constituée par des terrains autrement consistants.

Digitized by Google

2° Nature de la faille. D'après M. Gosselet, la faille de Remagne serait une isoparaclase inclinée au sud et où les couches du bassin de Dinant seraient recouvertes, en concordance apparente par les couches du bassin de Neufchâteau. L'inclinaison de ces couches pseudo-concordantes serait naturellement au sud comme la faille.

Si l'on se reporte à la carte et aux coupes qui accompagnent le présent travail et si l'on représente sur cette carte, et surtout sur les coupes, la faille de Remagne, d'après le document le plus précis où Gosselet ait figuré la faille de Remagne (V, pl. I), on constate alors que dans la région où devrait passer cette faille, on observe une structure géologique tout autre que celle qu'indique M. Gosselet. Ainsi à Remagne la faille serait au sud de l'axe de la voûte centrale de l'Ardenne, dans des couches inclinées au sud. Sur la coupe n° 3, planche II, la faille passerait à Rechrival dans une voûte très aplatie située sur le passage de l'axe de cette voûte centrale. Sur la coupe n° 2, planche II, la faille passerait près de Champs dans des ondulations au nord de la voûte centrale.

Cette divergence provient de ce fait que M. Gosselet pense, je ne sais trop pourquoi, que dans la région qui nous occupe l'inclinaison des couches est presque toujours au sud. Cela est vrai pour le clivage schisteux, mais nullement pour la stratification.

3° Effets produits par la faille : A) *Au point de vue stratigraphique.* Dans toute la région où nous avons pratiqué des levés détaillés et qui comprend d'ailleurs presque tout le trajet de la faille, il ne nous a pas été possible de retrouver les faits stratigraphiques sur lesquels M. Gosselet étaye la faille de Remagne. Nous n'avons reconnu, avec M. Malaise, de contacts anormaux qu'à l'extrémité ouest de la faille, là où se produit le contact du taunusien avec le cambrien sans interposition de gedinien et où j'ai sur ma carte figuré la faille de Serpont, dont le tracé ne concorde que très partiellement avec celui de la faille de Remagne. A l'est de Remagne, nous n'avons nullement observé que les schistes de Sainte-Marie fussent séparés des schistes de Saint-Hubert par une limite dirigée nord-est et qui serait la trace de la faille. Au contraire, nous avons pu suivre une bande de schiste gris de Sainte-Marie, depuis Lavacherie, Amberloup, Tillet, Remagne, Libra-

Digitized by Google

mont, etc., et suivant dans toutes leurs inflexions les voûtes gediniennes sur lesquelles ces schistes gris reposent. De plus, dans tout ce long parcours, ces schistes gris ne suivent pas du tout exclusivement une direction nord-est parallèle à celle de la faille, comme le présuppose le cas théorique d'une isoparaclase. Dans ce parcours, on constate toutes sortes d'inclinaisons et de directions dépendant des replis de la bande, et ce n'est que bien plus loin à l'est que le resserrement général de la voûte centrale de l'Ardenne (voir plus haut, p. 12) provoque une prédominance marquée de directions parallèles à l'axe de la voûte, c'est-à-dire nord-est. Dans aucune des coupes qu'il figure dans les travaux où il parle de la faille de Remagne, M. Gosselet n'a représenté la faille elle-même, mais à Remagne même, où nous avons recherché cette faille avec le plus d'attention, il ne nous a été donné d'apercevoir quoi que ce soit, de nature à faire supposer l'existence d'une faille. Dans la région à l'est de Remagne, le tracé de la faille la fait passer au beau milieu d'une puissante assise de quartzophyllade zonaire et de grès stratoïde tellement homogène, que je défie n'importe qui d'y voir, dans l'état actuel des choses, d'autre allure que celle d'un complexe plissé. Dans ce complexe prévaut bien, presque uniquement, la direction nord-est, mais je crois que ce fait est simplement dû à ce que dans cette région la voûte centrale de l'Ardenne, plus comprimée, se rétrécit, comme nous venons de le dire. Après avoir dans ses premiers travaux et dans ses cartes (V et VIII) représenté la faille de Remagne comme suivant un plan bien défini et bien rectiligne, M. Gosselet a été conduit ultérieurement, comme nous l'avons déjà montré plus haut, à modifier son concept. Toujours guidé par l'idée d'expliquer le métamorphisme si étendu et si éparpillé de la région par une faille, il a décrit la faille comme suit : « Il faut admettre que la faille de Remagne n'est pas une simple ligne de fracture; c'est une large zone de rupture, de replis et de froissements, dont les effets se sont fait sentir sur des points spéciaux excessivement localisés » (VIII, p. 781).

S'il en est ainsi, la faille de Remagne devient quelque chose d'intangible, aussi bien au point de vue de ses effets stratigraphiques que de son métamorphisme. Elle échappe à l'examen et se perd dans le vague en perdant toute individualité distincte. A ce compte, en effet, il n'y a presque aucune

Digitized by Google

région de l'Ardenne et de la Belgique primaire qui ne devrait présenter les caractères et les phénomènes de la région de Bastogne, car il en est bien peu qui ne soient des zones de rupture, de replis et de froissements.

ANNEXE N° 3.

Notes sur la carte planche I et sur les coupes planches II et III.

La carte accompagnant ce travail constitue une de ses parties les plus importantes; nous croyons utile de donner quelques explications et quelques justifications des faits qui y figurent.

Le *tracé des limites géologiques* est une réduction des tracés de la carte géologique de Belgique au $^1/_{40\,000}$. Les tracés de cette carte ont été suivis à peu près intégralement pour les cartes suivantes :

Feuilles de Libin-Bras et de Haut-Fays-Redu levées par M. C. Malaise. Feuilles de Pondrôme-Wellin, Houyet-Han-sur-Lesse et Grupont-Saint-Hubert, levées par M. A. Forir. Feuilles de Rochefort-Nassogne, Champlon-Laroche, Wibrin-Houffalize, Limerlé-Reckeler, Amberloup-Flamierge, Longchamps-Longwilly, Sainte-Marie-Sibret, Bastogne-Wardin, levées par nous-même. Quant aux feuilles de Vivy-Paliseul, Bertrix-Recogne, Neufchâteau-Jusseret, levées par feu V. Dormal et qui constituent le bord sud de notre carte, je n'ai pu utiliser, et encore sous toutes réserves, qu'une partie de leurs tracés.

Pour la planchette de Paliseul spécialement, les courses que nous y avons faites nous ont montré que le levé en était si incorrect qu'il était impossible de l'utiliser sans corrections. Il est facile de voir que Dormal s'est contenté de nous donner une réédition à plus grande échelle des tracés de A. Dumont.

Digitized by Google

La chose est d'autant moins pardonnable que son attention aurait dû être attirée par les critiques très fondées que M. Gosselet avait faites de ces tracés de Dumont dans la région.

Les inexactitudes des levés de Dormal sont d'autant plus regrettables que la région qu'il a observée présente une importance capitale pour beaucoup de questions fondamentales de la géologie ardennaise.

Refaire les levés de Dormal eût été un travail demandant des années et qu'il ne m'a pas été possible d'entreprendre. J'ai dû me borner à des courses de reconnaissance dont le résultat est loin comme exactitude de celui d'un levé détaillé.

Gisements de métamorphisme sporadique. Pour les feuilles que j'ai levées, ces gîtes sont représentés d'après mes levés. Pour les autres feuilles, j'ai utilisé les levés de M. Malaise et de V. Dormal. Pour les feuilles de ce dernier, je les ai complétées, vu leur visible insuffisance à cet égard, par la carte de Gosselet, les notes de A. Dumont et mes courses propres. Malgré tout, il doit y avoir un grand nombre de gîtes non figurés, dans la région occupée par ces feuilles de Dormal. On s'en rendra facilement compte en notant que les gîtes grenatifères des feuilles de Paliseul et de Bertrix proviennent de mes courses, très sommaires à cet égard.

Limite du métamorphisme général. On ne doit attribuer à la limite de la zone du métamorphisme général qu'une valeur relative. Rien de plus difficile, en effet, que de saisir, sur le terrain et sans le concours d'études pétrographiques, le point où disparaissent les phénomènes métamorphiques et où les roches deviennent normales. Si l'on voulait faire la chose consciencieusement, avec examen microscopique, il y aurait une besogne de titan. Il faut observer, d'ailleurs, que le métamorphisme ne disparaît pas brusquement, mais de la façon la plus insensible avec des alternances et des récurrences. Même là où elle est la plus exacte, cette limite n'est donc qu'une limite moyenne. Cette limite est surtout imprécise et de peu de valeur à l'extrémité occidentale de la zone métamorphique, là où il s'agit de séparer les schistes aimantifères des schistes normaux.

Comme je l'ai déjà dit, nous ne savons pas encore si l'aimant dans ces

Digitized by Google

roches est d'origine métamorphique. Ma limite n'a d'autre prétention que d'envelopper, de ce côté, la région où ce minéral est plus particulièrement abondant.

COUPES.

J'aurais voulu compléter mes coupes par d'autres, prises dans la région centrale et dans l'extrémité occidentale de la zone métamorphique. Cela ne m'a pas été possible, à mon vif regret. En effet, pour les régions levées par Dormal, ses notes de voyage sont si insignifiantes qu'il n'y a rien à en tirer pour le tracé d'une coupe sérieuse.

ANNEXE N° 4.

De l'existence possible d'une roche éruptive dans les environs de Libramont.

Pendant la rédaction de ce travail, en examinant les roches métamorphiques ardennaises que renferme la collection de l'Université de Gand, j'y ai constaté, à ma grande surprise, la présence de beaux échantillons d'une roche éruptive étiquetés : « Roche métamorphique taunusienne des environs de Libramont ». De l'enquête que j'ai faite à ce sujet, il ressort que ces échantillons proviennent d'un lot dont M. A. Renard, mon prédécesseur à la chaire de géologie de l'Université, a fait don aux collections de cette Université en 1892. La concordance des étiquettes adhérant aux échantillons avec l'étiquette des boîtes et avec le catalogue d'entrée des collections, ne laisse pas de doute sur la façon dont ils sont entrés dans les collections. Reste à savoir si M. Renard n'a pas fait de confusion d'étiquettes avant l'époque où il a fait don de ce lot, qui renfermait encore quelques autres roches de la zone de Bastogne. C'est une question que l'on ne saurait trancher, vu le

Digitized by Google

décès de M. Renard. Il est, d'ailleurs, bien regrettable que les échantillons, qui montrent des portions de surfaces arrondies altérées, comme s'ils avaient fait partie de rochers, ne portent pas d'indication de provenance plus précise. Dès le retour des beaux jours, je compte faire quelques recherches dans les environs de Libramont. En attendant, vu l'intérêt de la chose, j'ajouterai ici quelques mots de description de cette roche, réservant un travail plus complet pour le moment où j'aurai fait les recherches susdites.

A l'œil nu, la roche a une couleur noir vert foncé et est grossièrement grenue, altérée et friable. A la loupe, on voit qu'elle a une texture granitoïde. On y observe en abondance des grains d'olivine noire à reflets jaunâtres et à éclat gras. On y distingue des lamelles de biotite à éclat mordoré et les intervalles entre les grains sont remplis d'un minéral fibreux, d'un vert foncé.

En plaques minces, la roche a une texture granitoïde franche. On ne distingue aucune trace de feldspath ni de quartz. Il y a quantité de sections présentant les contours subarrondis, le relief, les sections oblongues et la teinte jaune pâle de l'olivine. Chose curieuse, en lumière polarisée, tous ces cristaux se montrent formés d'une substance fibreuse (serpentine ou bastite) dénotant une altération que ne semblait pas indiquer l'aspect en lumière ordinaire. Une substance chloriteuse d'un vert bleu spécial remplit les interstices, et l'on distingue aussi des cristaux peu nombreux d'augite un peu rosée, arrondie, à surface chagrinée.

A tous ces caractères, on voit qu'on est en présence d'une de ces roches abondantes dans le Fichtelgebirge, où Gümbel les a décrites sous le nom de palaeopicrites (Werhlite de certains auteurs).

Ce type de roches ultrabasique se trouve aux antipodes du type granitique acide qu'on pouvait s'attendre à trouver par là. Il sera donc bon d'attendre confirmation de cette trouvaille qui, n'eût-elle même aucune relation avec le métamorphisme, serait intéressante comme la roche éruptive rencontrée pour la première fois dans notre devonien.

Digitized by Google

ANNEXE N° 5.

Origine des arkoses et des schistes porphyriques de Remagne.

Dans le cours de ce travail, nous avons déjà fait allusion aux difficultés que soulève la géogénie de ces roches remarquables. Ces difficultés sont, d'ailleurs, les mêmes que celles qui s'élèvent pour les arkoses de Willerzie et de Lammersdorf. D'après leurs caractères lithologiques, on voit, en effet, que ces roches ressemblent énormément à certains porphyres quartzifères transformés par dynamométamorphisme. On trouve dans la description de certaines roches du Pays de Galles par Bonney, du Thuringerwald par Lossen, etc., des types absolument semblables. Leur ressemblance est non moins frappante avec certains porphyroïdes avoisinant les massifs granitiques de Bretagne (Porphyroïdes de Goarec) qu'a décrits M. Barrois (XXVIII, XXIX, p. 851), ou avec les porphyroïdes environnant les massifs granitiques du Brocken et de Ramberg au Hartz. La description du porphyroïde de Goarec peut s'appliquer presque terme pour terme à la roche de Remagne. Mais pour M. Gosselet, la liaison de l'arkose de Remagne avec les roches sédimentaires est trop évidente pour qu'on puisse y voir autre chose qu'une roche clastique. En attendant les lumières que ne peut manquer d'apporter dans le débat une étude pétrographique détaillée, je ne puis que me rallier à l'opinion de M. Gosselet. Il me semble que la liaison entre l'arkose, les schistes porphyriques, les quartzites porphyriques de la région, avec les roches encaissantes, leur passage latéral au quartzite ordinaire, leur continuité au même horizon géologique parlent en faveur d'une origine sédimentaire. Ce seraient des amas plus ou moins continus, distribués en lentilles, à plusieurs niveaux très rapprochés du gedinien supérieur, constituant ainsi une sorte d'horizon auquel je donne le nom global d'arkoses de Remagne.

Digitized by Google

ANNEXE N° 6.

Bibliographie.

I. — **Cauchy, F.-P.**, *Sur une roche renfermant des grenats.* (BULL. ACAD. ROY. DE BELGIQUE, t. XI, 1835, p. 332.)

II. — **Dumont, A.**, *Mémoire sur les terrains ardennais et rhénan de l'Ardenne, du Rhin, du Brabant et du Condroz.* Seconde partie : *Terrain rhénan.* (MÉM. ACAD. ROY. DE BELGIQUE, t. XXII, pp. 163-613.)

III. — **Gosselet, J.**, *Sur la faille de Remagne et sur le métamorphisme qu'elle a produit.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. XI, p. 176, 1884.)

IV. — **Gosselet, J.**, *Note sur les schistes de Saint-Hubert dans le Luxembourg et principalement dans le Bassin de Neufchâteau.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. XI, p. 258, 1884.)

V. — **Gosselet, J.**, *Note sur les schistes de Bastogne.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. XII, p. 73, 1885.)

VI. — **Gosselet, J.**, *Aperçu géologique sur le terrain devonien du Grand-Duché de Luxembourg.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. XII, p. 260, 1885.)

VII. — **Gosselet, J.**, *Note sur le taunusien dans le bassin de Luxembourg et particulièrement dans le golfe de Charleville.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. XII, p. 333, 1885.)

VIII. — **Gosselet, J.**, *L'Ardenne.* Baudry et Cie, in-4°, 881 pages. Paris, 1888.

IX. — **Renard, A.**, *Les roches grenatifères et amphiboliques de la région de Bastogne.* (BULL. DU MUSÉE D'HIST. NAT. DE BRUXELLES, t. I, 1882.)

X. — **Renard, A.**, *Sur la présence de la diallage et de la zoïsite dans les roches métamorphiques de l'Ardenne.* (BULL. SOC. BELGE DE GÉOL., t. XI, 1899, *Bull.*, p. 136.)

XI. — **Renard, A.**, *Recherches sur la composition et la structure des phyllades ardennais.* Troisième partie. (BULL. DU MUSÉE D'HIST. NAT. DE BRUXELLES, t. III, 1884, p. 63.)

XII. — **Renard, A.**, *Sur les interpositions microscopiques de sagenite dans l'oligiste titanifère des phyllades.* (BULL. ACAD. ROY. DE BELGIQUE, 3e sér., t. VIII, 1884.)

XIII. — **Dupont, Ed.**, *Sur l'existence de roches maclifères dans le terrain devonien inférieur de l'Ardenne belge.* (BULL. ACAD. ROY. DE BELGIQUE, 3e sér., t. IX, 1885, p. 110.

XIV. — **Klement, C.**, *Sur la diallage ouralitisée de l'Ardenne.* (BULL. SOC. BELGE DE GÉOL., t. XI, 1899, *Bull.*, p. 150.)

Digitized by Google

XV. — **Wichmann, A.**, *Sur l'ouralite de l'Ardenne.* (BULL. SOC. BELGE DE GÉOL., t. XI, 1899, *Bull.*, p. 155.)

XVI. — **Dormal, V.**, *Compte rendu de la session extraordinaire de la Société belge de géologie tenue en Ardenne du 21 au 26 août 1897, sous la présidence de M. le professeur J. Gosselet.* (BULL. SOC. BELGE DE GÉOL., t. XII, 1898. *Mém.*, p. 209.)

XVII. — **Lohest, M.**, *Sur quelques roches de la zone métamorphique de Paliseul.* (ANN. SOC. GÉOL. DE BELGIQUE, t. XII, 1885. *Bull.*, p. 199.)

XVIII. — **Queva, Ch.**, et **Fockeu, H.**, *Excursion géologique dirigée par M. Gosselet dans les terrains primaires du massif de Stavelot. Compte rendu.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. XI, 1884, pp. 340-363.)

XIX. — **Gosselet, J.**, *Note sur la zone dite métamorphique de Paliseul.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. X, 1883, p. 30.)

XX. — **Gosselet, J.**, *Note sur deux roches cristallines du terrain devonien du Luxembourg.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. XI, 1884, p. 338.)

XXI. — **Dupont, Ed.**, *Sur le métamorphisme des Ardennes.* (BULL. SOC. GÉOL. DE FRANCE, 3e sér., t. XI, 1883, p. 693.)

XXII. — **Raisin, C.**, *On altered rocks near Bastogne.* (QUART. JOURN. GEOL. SOC., t. LVII, 1901, p. 55.)

XXIII. — **De la Vallée Poussin** et **Renard**, *Note sur l'ottrélite.* (ANN. SOC. GÉOL. DE BELGIQUE, t. VI, 1879, pp. 51-68, 1 pl., *Mém.*)

XXIV. — **Harker., A.**, *Notes on the physics of metamorphism.* (GEOLOGICAL MAGAZINE, Dec. III, 1889, t. VI, p. 15, n° 1.)

XXV. — **Lossen, K.-A.**, *Ueber das Auftreten metamorphischer Gesteine in den alten palaeozoïschen Gebirgskernen von den Ardennen bis zum Altvatergebirge und über den Zuzammenhang dieses Auftretens mit der Faltenverbiegung (Torsion).* (JAHRB. D. KGL. PREUSS. GEOL. LANDESANST. FÜR 1883-1884.)

XXVI. — **Lossen, K.-A.**, *Einige Fragen zur Lösung des Problems der krystallinischen Schiefer, etc.* (CONGRÈS GÉOL. INTERNAT. Session de Londres, 1888. *Études sur les schistes cristallins*, p. 116.)

XXVII. — **Sandberger, F.**, *Mittheilungen an Hern. Prof. Bronn.* (*Sur le métamorphisme de Bastogne.*) (NEUES JAHRB. F. MIN. GEOL. UND PAL., 1861, p. 677.)

XXVIII. — **Barrois, Ch.**, *Sur l'analogie des roches du Franc-Bois avec certaines porphyroïdes.* (ANN. SOC. GÉOL. DU NORD, t. X, 1883, p. 205.)

XXIX. — **Barrois, Ch.**, *Comptes rendus des excursions de la Société géologique de France dans le Finistère.* (BULL. SOC. GÉOL. DE FRANCE, 3e sér., t. XIV, pp. 655-898.)

XXX. — **Prestwich, J.**, *On the regional metamorphism.* (PROCEED. OF THE ROYAL SOC. 18 JUIN 1885. Science : 2 juillet 1885.)

XXXI. — **Bonney, T.-G.**, *On the crystalline schists and their Relation to the Mesozoïc Rocks in the Lepontine Alps.* (QUART. JOURN. OF THE GEOL. SOC., t. XLVI, 1890, p. 187.)

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

Figure 1.

1. Quartzophyllade ilménitifère zonaire très dur.
2. Grès grenu gris vert sâle.
3. Quartzophyllade zonaire foncé passant au phyllade siliceux.
4. Grès grenu avec gros filons de quartz (avec bastonite).
5. Grès très fracturé.
6. Phyllade ilménitifère passant au phyllade cornéen.
7. Phyllade ilménitifère siliceux avec clinoèdres en creux.
8. Nodule de roche métamorphique décrit en détail, p. 67, n° 14, fig. 27.
9. Grès grenu bastonitifère finement stratoïde.
10. Phyllade cornéen en gros bancs compacts alternant avec du quartzophyllade, tous deux avec ilménite et clinoèdres.

Figure 2.

1. Nodule grenatifère très altéré.
2. Grès stratoïde altéré.
3. Gros banc d'arkose blanc jaunâtre.
4. Grès jaunâtre sableux.
5. Phyllade noir ilménitifère sableux avec clinoèdres.
6. Grès jaunâtre passant à l'arkose avec un filon de quartz (kaolin et chlorite).
7. Alternance de phyllade noir sableux ilménitifère feuilleté avec empreintes végétales frustes et de grès psammitique grenu avec petits filons de quartz perpendiculaires à la stratification.
8. Banc d'arkose avec filons de quartz.
9. Phyllade noir graphiteux sableux.
10. Comme au n° 7 avec prédominance de bancs de grès.
11. Banc d'arkose.
12. Grès rouge ou rosé altéré friable.

Digitized by Google

13. Grès jaunâtre, violacé, rosé passant au grès feldspathique.
14. Psammites schisteux ilménitifères et grès psammitiques verdâtres.
15. Psammites noir grisâtre.
16 Psammites gris verdâtre avec filons de quartz perpendiculaires.
17. Psammite vert.
18. Quartzophyllade et psammite zonaire noirâtre.
19. Grès stratoïde passant au psammite.
20. Quartzophyllade zonaire ilménitifère et clinoédrique alternant avec un peu de grès stratoïde.

Figure 3.

1. Limite entre le taunusien et le gedinien.
2. Assise des phyllades aimantifères et ottrélitifères.
3. Arkose sériciteuse de Remagne et quartzite porphyrique de Lorette.
4. Phyllades phylliteux et luisants du moulin de Remagne.
5. Arkose de Freux et de Bras.

Figure 4.

1. Arkose de Freux et de Bras.
2. Arkose de Remagne et quartzite de Renachenet.
3. Phyllade aimantifère et ottrélitifère vert.
4. Phyllades luisants.

Digitized by Google

TABLE DES MATIÈRES

Pages

PRÉFACE 3

PREMIÈRE PARTIE.

Mode de gisement des roches métamorphiques.

CHAPITRE PREMIER. — Age des roches métamorphiques de la région de Bastogne . . 7
CHAPITRE II. — Structure générale de la région. 10
§ 1. — Plissements 10
§ 2. — Fractures 13
A. — Diaclases 15
B. — Failles. 20
C. — Clivage schisteux 23
D. — Texture phylladeuse 28
CHAPITRE III. — Métamorphisme 29
§ 1. — Métamorphisme général 30
§ 2. — Métamorphisme sporadique 45
CHAPITRE IV. — Description de gîtes de métamorphisme sporadique 50
A. — Types de conditions de gisement diverses 51
B. — Types de gîtes de différentes roches 64
CHAPITRE V. — Description du gisement des roches du métamorphisme général . . 80
CHAPITRE VI. — Distribution géographique du métamorphisme sporadique. . . . 84
CHAPITRE VII. — Distribution géographique du métamorphisme général 87

DEUXIÈME PARTIE.

Origine du métamorphisme.

CHAPITRE PREMIER. — Historique 97
CHAPITRE II. — Discussion de la théorie du métamorphisme dynamique 99
CHAPITRE III. — Discussion de la théorie du métamorphisme plutonien. . . . 119
CHAPITRE IV. — Conclusions. 135

Digitized by Google

TROISIÈME PARTIE.

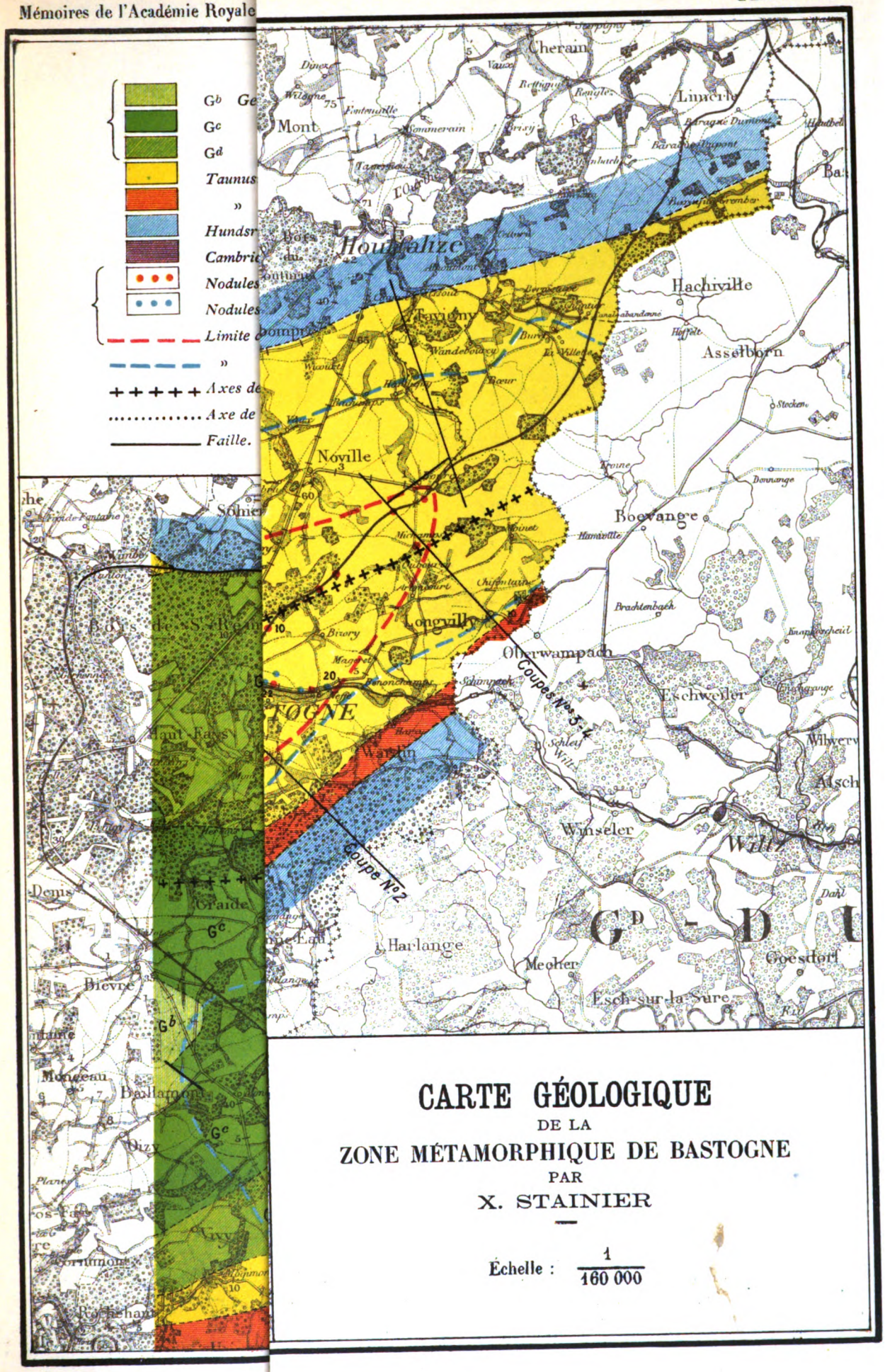
Annexes.

Pages.

ANNEXE N° 1. — Age des roches de la région de Bastogne 136
ANNEXE N° 2. — La faille de Remagne. 147
ANNEXE N° 3. — Notes sur la carte planche I et les coupes planches II et III. . . . 152
ANNEXE N° 4. — Existence possible d'une roche éruptive à Libramont 154
ANNEXE N° 5. — Origine de l'Arkose et des schistes porphyriques de Remagne. . . 156
ANNEXE N° 6. — Bibliographie 157

EXPLICATION DE LA PLANCHE III 159

Digitized by Google



CARTE GÉOLOGIQUE

DE LA

ZONE MÉTAMORPHIQUE DE BASTOGNE

PAR

X. STAINIER

—

Échelle : $\frac{1}{160\,000}$

Digitized by Google

Digitized by Google

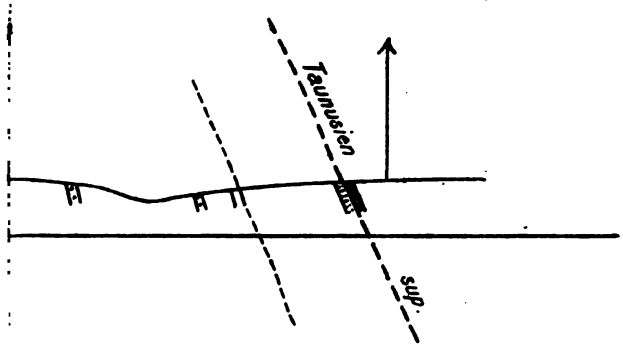
COUPES

à travers le te

PRESQU

Gîte

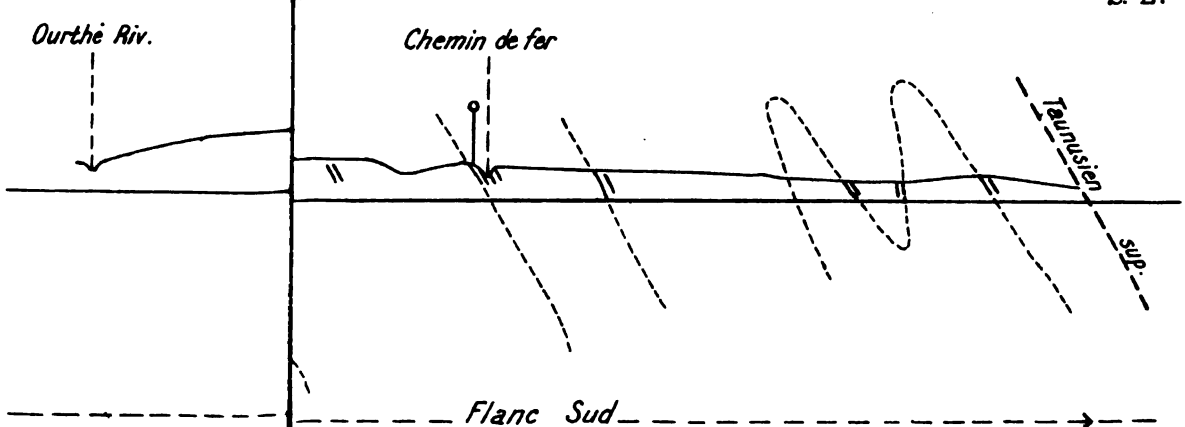
E.-50°-S.



N.-O.

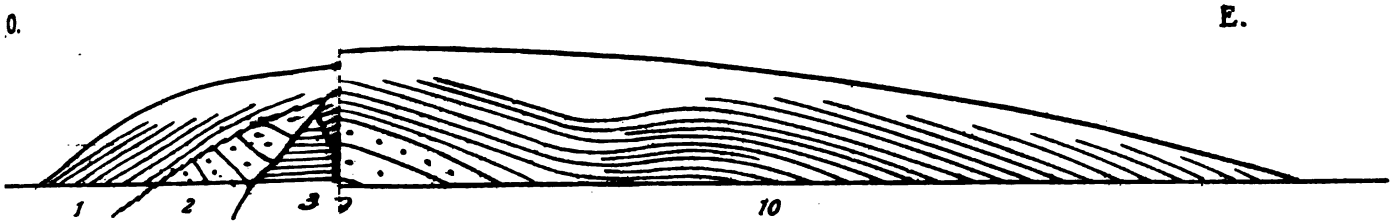
bret

S.-E.

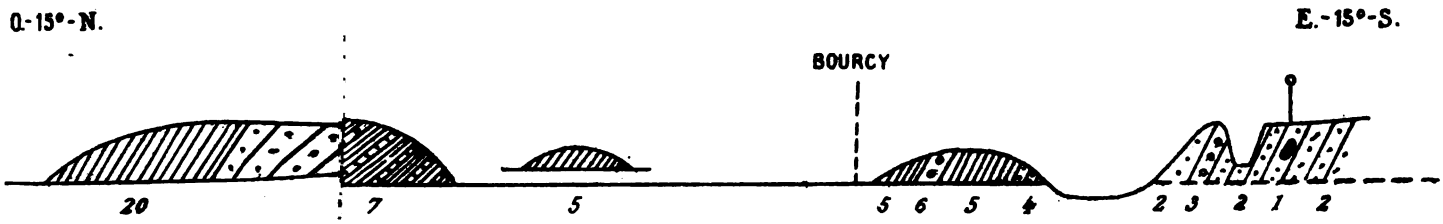


Digitized by Google

Digitized by Google

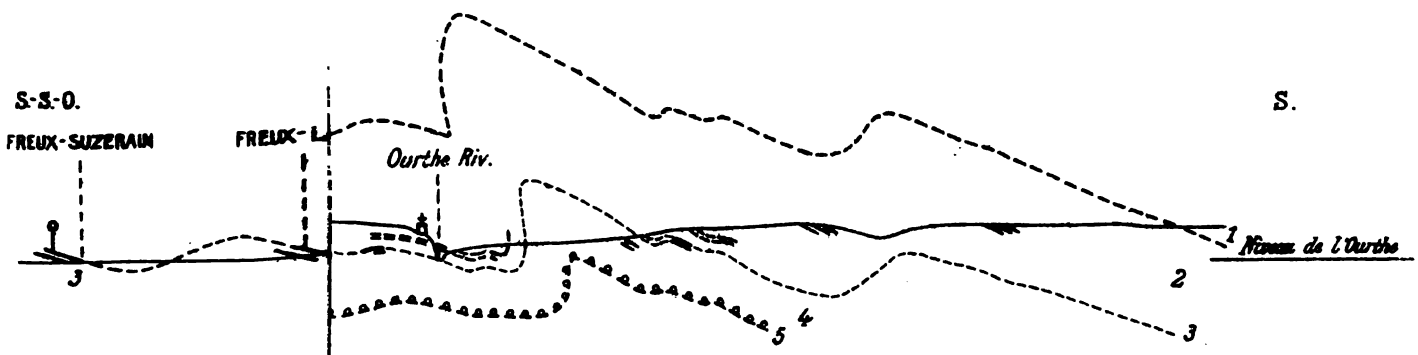


Échelle d



Échelle

E 3.



Coupe pris du moulin de Remagne Échelle $\frac{1}{20\,000}$

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

25,562

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

CLASSE DES SCIENCES

MÉMOIRES

COLLECTION IN-4°

DEUXIÈME SÉRIE. — TOME I.

FASCICULE V (DERNIER).

BEAUPAIN (J.). — Sur une généralisation de la fonction $\zeta(s)$ de Riemann (26 pages).

BEAUPAIN (J.). — Sur la fonction Gamma double (25 pages).

BRUXELLES
HAYEZ, IMPRIMEUR DES ACADÉMIES

Décembre 1907

Digitized by Google

Digitized by Google

SUR

UNE

GÉNÉRALISATION DE LA FONCTION $\zeta(s)$

DE RIEMANN

PAR

J. BEAUPAIN

INGÉNIEUR EN CHEF DES MINES

DOCTEUR EN SCIENCES PHYSIQUES ET MATHÉMATIQUES

(Présenté à la Classe des sciences, dans sa séance du 3 mars 1906.)

Digitized by Google

Digitized by Google

SUR

UNE GÉNÉRALISATION DE LA FONCTION $\zeta(s)$

DE RIEMANN

CHAPITRE PREMIER.

Définition de la fonction $\zeta(s, w)$.

1. La série

$$\zeta(s) = \frac{1}{1^s} + \frac{1}{2^s} + \frac{1}{3^s} + \cdots \tag{1}$$

converge uniformément pour toutes les valeurs de s dont la partie réelle est supérieure à l'unité. Elle représente une fonction uniforme dans le plan des s, à l'exception du point $s = 1$, où elle possède un pôle simple avec un résidu égal à l'unité. Cette définition de la fonction n'est plus valable dans la région du plan située à gauche d'une parallèle à l'axe des y menée à une distance de l'origine égale à l'unité. Dans ce cas, on corrige la définition de la fonction en recourant à la notion d'intégrale à circuit fermé.

MM. Mellin et Barnes (*) ont envisagé une fonction plus générale

$$\zeta(s, w) = \sum_{\mu=0}^{\mu=\infty} \frac{1}{(w+\mu)^s}. \tag{2}$$

Cette série représente une fonction uniforme de s dans les mêmes condi-

(*) Mellin, *Ueber eine Verallgemeinerung der Riemannschen Function* $\zeta(s)$ (Acta societatis scientiarum Fennicae, t. XXIV).

Barnes, *The Theory of the Gamma Function* (The Messenger of Mathematics, new series, n° 340, 1899).

Digitized by Google

tions que ci-dessus. Comme la fonction de Riemann, elle n'a qu'un pôle simple avec un résidu égal à l'unité. Considérée comme une fonction de la variable w, la série représente une fonction multiforme quand le nombre s est différent d'un nombre entier, et tous ses points singuliers sont situés sur la partie négative de l'axe des x. Nous établirons, en premier lieu, que si w est l'affixe d'un point non situé sur cette demi-droite, la fonction $\zeta(s, w)$ peut être représentée, quelle que soit la valeur de s, par une intégrale définie à circuit ouvert.

A cet effet, considérons l'intégrale à circuit fermé

$$\mathfrak{I} = \int_{\omega(L)}^{(0)} \frac{e^{-wz}(-x)^{s-1}}{1-e^{-z}}\, dz.$$

La variable partant de l'infini suit le rayon vecteur L, parcourt d'un mouvement direct le lacet entourant l'origine et revient à son point de départ en décrivant de nouveau le rayon vecteur. Celui-ci est, d'ailleurs, tellement choisi que les parties réelles du produit wx et de la variable soient constamment positives sur cette droite. Ce choix est toujours possible, à moins que la variable w ne représente un point de la partie négative de l'axe des x, et cette hypothèse est formellement exclue de notre analyse. Il s'agit maintenant de préciser la valeur de l'intégrale dont le nombre de déterminations est infini comme celui de $\log(-x)$. Par définition, la puissance $(-x)^{s-1}$ sera égale à $e^{(s-1)\log(-x)}$, et nous prendrons pour détermination de $\log(-x)$ celle qui devient réelle pour des valeurs de x, réelles et négatives. Ainsi, si nous désignons par ρ le module de x et par θ l'argument de cette quantité, compris entre 0 et 2π, on aura

$$\log(-x) = \log\rho + i\theta - \pi i = \log x - \pi i.$$

Quant au lacet, on le choisira de rayon suffisamment petit pour qu'il ne contienne aucun point de discontinuité de la fonction $\frac{1}{1-e^{-z}}$. Moyennant ces conditions, l'intégrale aura un sens précis et bien déterminé; elle représentera une fonction uniforme de s et de w, à la condition cependant que cette dernière variable ne franchisse jamais la partie négative de l'axe des x.

Digitized by Google

Si la partie réelle de s est supérieure à l'unité, cette intégrale représentera la fonction $\zeta(s, w)$ à un facteur près. Pour le montrer, décomposons l'intégrale de la manière suivante :

$$\mathfrak{J} = \int_{\infty}^{M} + \int_{M}^{\infty} + \int^{(0)}.$$

La dernière intégrale décroît indéfiniment avec le rayon du lacet, et l'on a en passant à la limite :

$$\mathfrak{J} = (e^{(s-1)\pi i} - e^{-(s-1)\pi i}) \int_{0(L)}^{+\infty} \frac{e^{-wx} x^{s-1}}{1 - e^{-x}} dx,$$

ou, si nous développons $\frac{1}{1-e^{-x}}$ suivant les puissances ascendantes de e^{-x},

$$\mathfrak{J} = -2i \sin \pi s \, \Gamma(s) \, \zeta(s, w).$$

Donc

$$\zeta(s, w) = \frac{i \Gamma(1-s)}{2\pi} \int_{\infty(L)}^{(0)} \frac{e^{-wx} (-x)^{s-1}}{1 - e^{-x}} dx. \tag{3}$$

Cette relation sera l'équation de définition de la fonction $\zeta(s, w)$, et, comme la valeur de cette intégrale coïncide avec celle de $\zeta(s, w)$, quand la partie réelle de s est positive, cette intégrale doit être considérée comme le prolongement analytique de $\zeta(s, w)$ dans la région du demi-plan à gauche de l'axe des y. Dans ce qui suivra, nous omettrons la notation (L) pour plus de simplicité dans les écritures, et nous supposerons toujours que le chemin d'intégration est choisi de manière à satisfaire aux conditions énoncées ci-dessus. Si l'argument de w est compris entre $+\pi$ et $-\pi$ exclusivement, il suffira de prendre, pour ligne d'intégration, le rayon vecteur faisant un angle $-\frac{\theta}{2}$ avec la partie positive de l'axe des x, si θ est l'argument de la variable w. Il est visible que les parties réelles de wx et de x seront toujours positives sur le rayon vecteur ainsi choisi.

2. De l'équation de définition (3) découlent immédiatement plusieurs propriétés de la fonction $\zeta(s, w)$. Avant de les énoncer, il est nécessaire,

Digitized by Google

pour la facilité du lecteur, de rappeler certaines propriétés des polynômes de Bernouilli.

La fonction génératrice de ces polynômes est la fraction $x\frac{e^{wx}}{e^x-1}$, et si nous désignons par $S_\mu(w)$ le polynôme de degré μ, on a, par définition,

$$\frac{x\,e^{wx}}{e^x-1} = \sum_{\mu=0}^{\mu=\infty} \frac{S_\mu(w)}{1.2.3\ldots\mu} x^\mu, \tag{4}$$

où

$$S_\mu(w) = w^\mu - \frac{\mu}{2} w^{\mu-1} - \sum_{\upsilon=1}^{\upsilon=\mu-1} (-1)^{\frac{\upsilon+1}{2}} \binom{\mu}{\upsilon+1} B_\upsilon w^{\mu-\upsilon-1}, \tag{5}$$

et

$$S_0(w) = 1 \qquad \text{et} \qquad S_1(w) = w - \frac{1}{2}.$$

Les nombres B à indice pair sont supposés nuls, et les nombres à indice impair représentent ceux de Bernouilli.

De la relation de définition, on déduit immédiatement

$$S_\mu(w+1) - S_\mu(w) = \mu w^{\mu-1}.$$

Addition d'une unité a l'argument w. — On a

$$\zeta(s, w+1) = \frac{i\Gamma(1-s)}{2\pi} \int_\infty^{(0)} \frac{e^{-wx}(-x)^{s-1}}{1-e^{-x}}\,dx,$$

d'où

$$\zeta(s, w+1) - \zeta(s, w) = -\frac{i\Gamma(1-s)}{2\pi} \int_\infty^{(0)} e^{-wx}(-x)^{s-1}\,dx,$$

et, d'après une formule de Hankel (*),

$$\zeta(s, w+1) - \zeta(s, w) = -\frac{1}{w^s}. \tag{6}$$

(*) Hankel, *Schlömilch's Zeitschrift*, 9e année.

Digitized by Google

MULTIPLICATION DE L'ARGUMENT. — On a

$$\zeta(s, w) + \zeta\left(s + w + \frac{1}{n}\right) + \cdots + \zeta\left(s, w + \frac{n-1}{n}\right) = \frac{i\,\Gamma(1-s)}{2\pi}\int_{\infty}^{(0)} \frac{e^{-wx}(-x)^{s-1}}{1-e^{-\frac{x}{n}}}\,dx;$$

puis, pour le changement de x en nx,

$$(7)\qquad \zeta(s, w) + \zeta\left(s, w + \frac{1}{n}\right) + \zeta\left(s, w + \frac{2}{n}\right) + \cdots + \zeta\left(s, w + \frac{n-1}{n}\right) = \frac{1}{n^s}\zeta(s, nw).$$

PROPRIÉTÉS DES DÉRIVÉES SUCCESSIVES DE $\zeta(s, w)$. — Par des différentiations successives, l'équation donne :

$$\begin{aligned}
&\zeta'(s, w+1) - \zeta'(s, w) = w^{-s}\log w,\\
&\zeta''(s, w+1) - \zeta''(s, w) = -\,w^{-s}\log^2 w,\\
&\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\\
&\zeta^{(\mu)}(s, w+1) - \zeta^{(\mu)}(s, w) = (-1)^{\mu-1}\,w^{-s}\log^{\mu} w.
\end{aligned}$$

Pour $s = -\lambda$, λ étant un nombre entier,

$$\zeta'(-\lambda, w+1) - \zeta'(-\lambda, w) = w^{\lambda}\log w.$$

Ainsi, la fonction $\zeta'(-\lambda, w)$ jouit de la propriété caractéristique de la fonction de Kinkelin d'ordre λ, et nous montrerons dans un prochain travail que l'on a

$$(8)\qquad \zeta'(-\lambda, w) = \log\frac{G_{\lambda}(w)}{\sqrt{\varpi_{\lambda}}},$$

$G_{\lambda}(w)$ désignant la fonction de Kinkelin d'ordre λ (*).

Ces propriétés ont été déduites dans l'hypothèse que w ne représentait pas un point de la partie négative de l'axe des x, mais elles doivent être considérées comme générales en vertu du principe fondamental de la théorie des fonctions.

(*) J. BEAUPAIN, *Sur les fonctions de Kinkelin d'ordre supérieur* (MÉM. IN-4° DE L'ACADÉMIE DE BELGIQUE, t. LIX).

Digitized by Google

QUELQUES VALEURS PARTICULIÈRES DE LA FONCTION $\zeta(s, w)$. — Si $s = -\lambda$, λ étant un nombre entier, l'intégrale de la relation (3) se réduit à l'intégrale prise suivant le lacet.

Ainsi,

$$\zeta(-\lambda, w) = \frac{i\Gamma(1+\lambda)}{2\pi} \int^{(0)} \frac{e^{-wx} dx}{(1-e^{-x})(-x)^{\lambda+1}},$$

d'où

$$\zeta(-\lambda, w) = -\frac{S_{\lambda+1}(w)}{\lambda}. \tag{9}$$

Pour $s = 0$,

$$\zeta(o, w) = \frac{i}{2\pi} \int^{(0)} \frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} \frac{dx}{(-x)},$$

ou

$$\zeta(o, w) = -\left(w - \frac{1}{2}\right). \tag{10}$$

Si $s = 1$,

$$\lim\left[(1-s)\zeta(s, w)\right]_{s=1} = \frac{i}{2\pi} \int^{(0)} \frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} dx,$$

c'est-à-dire,

$$\lim(1-s)\zeta(s, w) = -1. \tag{11}$$

$\zeta(s, w)$ est donc bien une fonction uniforme n'ayant que le seul pôle $s = 1$ avec un résidu égal à l'unité.

3. TRANSFORMATION DE L'INTÉGRALE A CIRCUIT FERMÉ EN UNE INTÉGRALE A CIRCUIT OUVERT. — Décomposons encore l'intégrale de la relation (3) en trois autres :

$$\int_{\infty}^{M} + \int_{M}^{\infty} + \int^{(0)}.$$

La somme des deux premiers équivaut à

$$\frac{i\Gamma(1-s)}{2\pi}\left[\int_{\infty}^{M} \frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} e^{(s-1)(\log x - \pi i)} dx + \int_{M}^{\infty} \frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} e^{(s-1)(\log x + \pi i)} dx\right],$$

Digitized by Google

ou à

$$-2i\sin\pi s\int_{\eta}^{\infty}\frac{e^{wx}x^{s-1}}{1-e^{-x}}dx,$$

η désignant l'affixe du point M.

Si nous désignons par I l'intégrale prise suivant le lacet, nous obtenons, au moyen de la relation (4),

$$I=-\frac{i\Gamma(1-s)}{2\pi}\sum_{\mu=0}^{\mu=\infty}\int^{(0)}\frac{S_\mu(w)}{\mu!}(-x)^{s+\mu-2}dx,$$

d'où

$$I=2\sin\pi s\,\Gamma(1-s)\sum_{\mu=0}^{\mu=\infty}(-1)^\mu\frac{S_\mu(w)}{1.2.3\ldots\mu}\frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1}.$$

En conséquence,

$$\Gamma(s)\zeta(s,w)=\int_{\eta}^{\infty}\frac{e^{-wx}x^{s-1}}{1-e^{-x}}dx+\sum_{\mu=0}^{\mu=\infty}(-1)^\mu\frac{S_\mu(w)}{1.2.3\ldots\mu}\frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1}. \tag{12}$$

Si λ est un nombre entier positif tel que l'on ait

$$R(\lambda+s-1)<0,\qquad R(\lambda+s)>0,$$

$R(\alpha)$ désignant la partie réelle de l'affixe α, nous pourrons partager la sommation en deux parties, l'une

$$\sum_{0}^{\lambda}(-1)^\mu\frac{S_\mu(w)}{1.2.3\ldots\mu}\frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1},$$

qui augmente indéfiniment, quand η décroît au delà de toute limite, et l'autre

$$\sum_{\lambda+1}^{\infty}(-1)^\mu\frac{S_\mu(w)}{1.2.3\ldots\mu}\frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1},$$

qui tend vers zéro avec η.

Or, pour toute valeur de μ satisfaisant à la condition $R(\mu+s-1)<0$, on a

$$\int_{\eta}^{\infty}x^{s+\mu-2}dx=-\frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1}.$$

Digitized by Google

Donc

$$\Gamma(s)\zeta(s,w)=\int_0^\infty\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}}-\sum_0^\lambda(-1)^\mu\frac{S_\mu(w)}{1.2.3\ldots\mu}x^{\mu-1}\right)x^{s-1}dx. \tag{13}$$

Sous cette forme, la fonction $\zeta(s,w)$ jouit bien de la propriété exprimée par la relation (6). Effectivement,

$$\Gamma(s)\zeta(s,w+1)-\Gamma(s)\zeta(s,w)=-\int_0^\infty\left(e^{-wx}+\sum_1^\lambda(-1)^\mu\frac{(wx)^{\mu-1}}{1.2\ldots(\mu-1)}\right)x^{s-1}dx,$$

et, en vertu d'une formule de Cauchy (*),

$$\zeta(s,w+1)-\zeta(s,w)=-\frac{1}{w^s}.$$

Cas particuliers. — Si $s=\frac{1}{2}$, on pourra prendre $\lambda=0$. Par suite,

$$\zeta\left(\frac{1}{2},w\right)=\frac{1}{\sqrt{\pi}}\int_0^\infty\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}}-\frac{1}{x}\right)\frac{dx}{\sqrt{x}}.$$

Si $s=-\frac{1}{2}$,

$$\zeta\left(-\frac{1}{2},w\right)=-\frac{1}{2\sqrt{\pi}}\int_0^\infty\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}}-\frac{1}{x}+\frac{1}{2}\right)\frac{dx}{\sqrt{x^3}}.$$

Pour $w=1$, on a

$$\zeta\left(\frac{1}{2}\right)=\frac{1}{\sqrt{\pi}}\int_0^\infty\left(\frac{e^{-x}}{1-e^{-x}}-\frac{1}{x}\right)\frac{dx}{\sqrt{x}},$$

$$\zeta\left(-\frac{1}{2}\right)=-\frac{1}{2\sqrt{\pi}}\int_0^\infty\left(\frac{e^{-x}}{1-e^{-x}}-\frac{1}{x}+\frac{1}{2}\right)\frac{dx}{\sqrt{x^3}},$$

ou encore

$$\zeta\left(\frac{1}{2}\right)=\frac{1}{\sqrt{\pi}}\int_0^\infty\left(\frac{1}{1-e^{-x}}-1-\frac{1}{2}\right)\frac{dx}{\sqrt{x}},$$

$$\zeta\left(-\frac{1}{2}\right)=-\frac{1}{2\sqrt{\pi}}\int_0^\infty\left(\frac{1}{1-e^{-x}}-\frac{1}{x}+\frac{1}{2}\right)\frac{dx}{\sqrt{x^3}}.$$

(*) Cauchy, *Exercices de Mathématiques*, 2e année, p. 92, 1827.

Digitized by Google

CHAPITRE II.

Développement de $\zeta(s, w)$ en série.

4. Binet a trouvé une expression remarquable de la fonction $\log \Gamma(w)$. De cette relation, on déduit aisément, comme on sait, la série de Guderman et le développement asymptotique du logarithme de la fonction gamma. Dans ce chapitre, nous établirons, pour $\zeta(s, w)$, une formule entièrement analogue à celle de Binet. A cet effet, reprenons l'équation (13) et différentions-la $\lambda + 1$ fois par rapport à w :

$$\Gamma(s)\, D_w^{\lambda+1}\zeta(s, w) = (-1)^{\lambda+1}\int_0^\infty \frac{e^{-wx}x^{\lambda+s}}{1-e^{-x}}\,dx.$$

Si nous désignons par $\Phi(x)$ la fonction

$$\frac{1}{1-e^{-x}} - \frac{1}{x} - \frac{1}{2} - \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3\ldots(\mu+1)}x^\mu,$$

où les nombres B_μ ont la signification que nous leur avons attribuée ci-dessus, nous poserons, identiquement,

$$\Gamma(s)\, D_w^{\lambda+1}\zeta(s, w) = (-1)^{\lambda+1}\int_0^\infty e^{-wx}\left(\frac{1}{x} + \frac{1}{2} + \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2\ldots(\mu+1)}x^\mu\right)x^{\lambda+s}dx$$
$$+ (-1)^{\lambda+1}\int_0^\infty e^{-wx}\Phi(x)\,x^{\lambda+s}dx,$$

ou encore

$$\Gamma(s)\, D_w^{\lambda+1}\zeta(s, w) = (-1)^{\lambda+1}\left[\frac{\Gamma(s+\lambda)}{w^{s+\lambda}} + \frac{1}{2}\frac{\Gamma(s+\lambda+1)}{w^{s+\lambda+1}} + \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2\ldots(\mu+1)}\frac{\Gamma(s+\lambda+\mu+1)}{w^{s+\lambda+\mu+1}}\right]$$
$$+ (-1)^{\lambda+1}\int_0^\infty e^{-wx}\Phi(x)\,x^{\lambda+s}dx.$$

Il n'est pas inutile de répéter ici que le chemin d'intégration est choisi de telle sorte que les parties réelles du produit wx et de la variable x soient constamment positives, quand le point décrivant se meut sur le rayon

Digitized by Google

vecteur. Nous savons, d'ailleurs, que ce choix est toujours possible, si le point w n'est pas situé sur la partie négative de l'axe des abscisses.

Par l'intégration répétée $\lambda + 1$ fois, il viendra

$$\Gamma(s)\zeta(s,w) = A_\lambda w^\lambda + A_{\lambda-1}w^{\lambda-1} + \cdots + A_1 w + A_0 + \frac{\Gamma(s+\lambda)}{(s+\lambda-1)\ldots s(s-1)}\frac{1}{w^{s-1}}$$
$$+\frac{1}{2}\frac{\Gamma(s+\lambda+1)}{(s+\lambda)(s+\lambda-1)\ldots s}\frac{1}{w^s} + \sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3..(\mu+1)}\frac{\Gamma(s+\lambda+\mu+1)}{(s+\lambda+\mu)(s+\lambda+\mu-1)\ldots(s+\mu)}\frac{1}{w^{s+\mu}}$$
$$+\int_0^\infty e^{-wx}\Phi(x)x^{s-1}dx,$$

$A_0, A_1, A_2 \ldots A_\lambda$ étant des constantes.

Si s est une quantité dont la partie réelle est supérieure à l'unité, cette égalité ne cessera pas de subsister, et comme $\zeta(s,w)$ décroît sans cesse quand la variable w s'éloigne indéfiniment de l'origine, la partie entière du développement doit nécessairement disparaître. Par suite, on trouve, après quelques réductions,

$$(14)\qquad \left\{\begin{array}{l} \zeta(s,w) = -\dfrac{1}{1-s}\left[\dfrac{1}{w^{s-1}} - \dfrac{1-s}{2w^s} + \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\binom{1-s}{\mu+1}B_\mu\dfrac{1}{w^{s+\mu}}\right] \\ \qquad\qquad + \dfrac{1}{\Gamma(s)}\displaystyle\int_0^\infty e^{-wx}\Phi(x)x^{s-1}dx, \end{array}\right.$$

ce qui est précisément la formule que nous voulions établir.

De cette relation, on déduit

$$\lim\left[(1-s)\zeta(s,w)\right]_{s=1} = -1,$$
$$\zeta(0,w) = \tfrac{1}{2} - w,$$

résultats conformes à ceux que nous avons donnés précédemment.

Limitation du terme complémentaire. — Nous venons d'admettre implicitement que l'intégrale complémentaire dans l'égalité (9) décroît indéfiniment avec les valeurs croissantes de la variable w. Il nous faut donc établir ce point et montrer ainsi que la partie explicite de la relation (9) représente asymptotiquement la valeur de $\zeta(s,w)$.

Digitized by Google

Pour toute valeur de x, on a

$$\frac{1}{1-e^{-x}} = \frac{1}{x} + \frac{1}{2} + \sum_{m=1}^{m=\infty} \frac{2x}{x^2 + 4m^2\pi^2}.$$

D'autre part, on a identiquement

$$\sum_{m=1}^{\infty} \frac{2x}{x^2+4m^2\pi^2} = \sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda-1} (-1)^{\frac{\mu-1}{2}} \frac{B_\mu}{1.2.3\ldots(\mu+1)} x^\mu + (-1)^{\frac{\lambda}{2}} \sum_{m=1}^{m=\infty} \frac{2x^{\lambda+1}}{(2m\pi)^\lambda (x^2+4m^2\pi^2)}, \quad (\lambda \text{ pair})$$

$$\sum_{m=1}^{m=\infty} \frac{2x}{x^2+4m^2\pi^2} = \sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda-1} (-1)^{\frac{\mu-1}{2}} \frac{B_\mu}{1.2.3\ldots(\mu+1)} x^\mu + (-1)^{\frac{\lambda-1}{2}} \sum_{m=1}^{m=\lambda} \frac{2x^\lambda}{(2m\pi)^{\lambda-1}(x^2+4m^2\pi^2)}. \quad (\lambda \text{ impair})$$

Ainsi, le développement de $\Phi(x)$ commencera par un terme en $x^{\lambda+1}$ ou x^λ, selon que λ est pair ou impair. Si nous désignons par R_λ l'intégrale complémentaire, on aura

$$R_\lambda = (-1)^{\frac{\lambda}{2}} \frac{2}{\Gamma(s)} \sum_{m=1}^{m=\infty} \int_0^\infty \frac{e^{-wx} x^{\lambda+s} dx}{(2m\pi)^\lambda (x^2+4m^2\pi^2)}, \quad (\lambda \text{ pair})$$

$$R_\lambda = (-1)^{\frac{\lambda-1}{2}} \frac{2}{\Gamma(s)} \sum_{m=1}^{m=\lambda} \int_0^\infty \frac{e^{-wx} x^{\lambda+s-1} dx}{(2m\pi)^{\lambda-1}(x^2+4m^2\pi^2)}. \quad (\lambda \text{ impair})$$

θ désignant l'argument de w compris entre $+\pi$ et $-\pi$, exclusivement, on pourra prendre pour chemin d'intégration le rayon vecteur faisant un angle égal à $-\frac{\theta}{2}$ avec la partie positive de l'axe des x. Si ρ est le module d'un point quelconque de ce chemin, on aura

$$\operatorname{mod}(x^2+4m^2\pi^2) = \sqrt{(\rho^2-4m^2\pi^2)^2 \sin^2\frac{\theta}{2} + (\rho^2+4m^2\pi^2)^2 \cos^2\frac{\theta}{2}};$$

d'où

$$\operatorname{mod}(x^2+4m^2\pi^2) < (\rho^2+4m^2\pi^2)\cos\frac{\theta}{2}.$$

Si nous désignons par α la partie réelle de s,

$$\operatorname{mod} R_\lambda < \frac{2}{\cos\frac{\theta}{2} \operatorname{mod}\Gamma(s)} \sum_{m=1}^{m=\infty} \frac{1}{(2m\pi)^{\lambda+2}} \int_0^\infty e^{-R\rho\cos\frac{\theta}{2}} \rho^{\lambda+\alpha} d\rho, \quad (\lambda \text{ pair})$$

$$\operatorname{mod} R_\lambda < \frac{2}{\cos\frac{\theta}{2} \operatorname{mod}\Gamma(s)} \sum_{m=1}^{m=\infty} \frac{1}{(2m\pi)^{\lambda+1}} \int_0^\infty e^{-R\rho\cos\frac{\theta}{2}} \rho^{\lambda+\alpha-1} d\rho. \quad (\lambda \text{ impair})$$

Digitized by Google

ou bien,

$$\text{mod } R_\lambda < \frac{B_{\lambda+1}}{1.2.3\ldots(\lambda+2)} \frac{\Gamma(\lambda+\alpha+1)}{R^{\lambda+\alpha+1}} \left(\sec\frac{\theta}{2}\right)^{\lambda+\alpha+2} \frac{1}{\text{mod } \Gamma(s)}, \quad (\lambda \text{ pair})$$

$$\text{mod } R_\lambda < \frac{B_\lambda}{1.2\ldots(\lambda+1)} \frac{\Gamma(\lambda+\alpha)}{R^{\lambda+\alpha}} \left(\sec\frac{\theta}{2}\right)^{\lambda+\alpha+1} \frac{1}{\text{mod } \Gamma(s)}. \quad (\lambda \text{ impair})$$

R désigne ici le module de w. θ étant un angle inférieur en valeur absolue à π, le chemin d'intégration est toujours situé dans le demi-plan à droite de l'axe des y, $\sec\frac{\theta}{2}$ est donc fini, et il est visible que le module de l'intégrale complémentaire décroît indéfiniment, quand celui de la variable w augmente au delà de toute limite. Si λ est un nombre entier satisfaisant aux conditions $R(\lambda+s)>0$, $R(\lambda+s-1)<0$, on aura asymptotiquement

$$(14) \qquad \zeta(s,w) = -\frac{1}{1-s}\left[\frac{1}{w^{s-1}} - \frac{1-s}{2w^s} + \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\binom{1-s}{\mu+1} B_\mu \frac{1}{w^{s+\mu}}\right].$$

Mais

$$\zeta(s,w+m+1) = \zeta(s,w) - \frac{1}{w^s} - \frac{1}{(w+1)^s} - \frac{1}{(w+2)^s} - \cdots - \frac{1}{(w+m)^s},$$

donc

$$(15) \quad \zeta(s,w) = \lim\left[\begin{array}{l} \dfrac{1}{w^s} + \dfrac{1}{(w+1)^s} + \dfrac{1}{(w+2)^s} + \cdots + \dfrac{1}{(w+m)^s} - \dfrac{1}{1-s}\dfrac{1}{(w+m)^{s-1}} \\ \quad + \dfrac{1}{2(w+m)^s} - \dfrac{1}{1-s}\displaystyle\sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\binom{1-s}{\mu+1} B_\mu \frac{1}{(w+m)^{s+\mu}} \end{array}\right]_{m=\infty}.$$

Si $w=1$,

$$(16) \quad \zeta(s) = \lim\left[\sum_1^m \frac{1}{\mu^s} - \frac{1}{1-s}\frac{1}{m^{s-1}} + \frac{1}{2m^s} - \frac{1}{1-s}\sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\binom{1-s}{\mu+1} B_\mu \frac{1}{m^{s+\mu}}\right]_{m=\infty}.$$

Si la partie réelle de s est positive, nous pourrons prendre $\lambda=0$, et nous retombons sur la formule de Pilz, Jensen et Stieltjes :

$$(17) \qquad \zeta(s) = \lim\left[\sum_{\mu=1}^{\mu=m} \frac{1}{\mu^s} - \frac{m^{1-s}}{1-s}\right]_{m=\infty}.$$

Digitized by Google

Développement de $\zeta(s, w)$ en série semi-convergente. — m étant un nombre entier, on aura identiquement

$$\sum_{n=1}^{n=\infty}\frac{2x}{x^2+4^2n^2\pi^2}=\sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda+2m-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3...(\mu+1)}x^\mu+(-1)^{\frac{\lambda}{2}+m}\sum_{n=1}^{n=\infty}\frac{2x^{\lambda+2m+1}}{(2n\pi)^{\lambda+2m}(x^2+4n^2\pi^2)}, \quad (\lambda \text{ pair})$$

$$\sum_{n=1}^{n=\infty}\frac{2x}{x^2+4^2n^2\pi^2}=\sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda+2m-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3...(\mu+1)}x^\mu+(-1)^{\frac{\lambda-1}{2}+m}\sum_{n=1}^{n=\infty}\frac{2x^{\lambda+2m}}{(2n\pi)^{\lambda+2m-1}(x^2+4n^2\pi^2)}. \quad (\lambda \text{ impair})$$

En conséquence,

$$(18)\qquad (1-s)\zeta(s,w)=-\frac{1}{w^{s-1}}+\frac{1-s}{2w^s}-\sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda+2m-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\binom{1-s}{\mu+1}B_\mu\frac{1}{w^{s+\mu}}+R$$

où

$$R_{\lambda+2m}=(-1)^{\frac{\lambda}{2}+m}2\frac{1-s}{\Gamma(s)}\int_0^\infty e^{-wx}x^{\lambda+s}\sum_{n=1}^{n=\infty}\frac{x^{2m}dx}{(2n\pi)^{\lambda+2m}(x^2+4n^2\pi^2)}, \quad (\lambda \text{ pair})$$

$$R_{\lambda+2m-1}=(-1)^{\frac{\lambda-1}{2}+m}\frac{2(1-s)}{\Gamma(s)}\int_0^\infty e^{-wx}x^{\lambda+s-1}\sum_{n=1}^{n=\infty}\frac{x^{2m}dx}{(2n\pi)^{\lambda+2m-1}(x^2+4n^2\pi^2)}. \quad (\lambda \text{ impair})$$

En suivant la voie que nous venons d'indiquer, on trouvera aisément une limite pour la valeur du module du terme complémentaire. On aura

$$\operatorname{mod} R_{\lambda+2m}<\frac{B_{\lambda+2m+1}}{1.2.3...(\lambda+2m+2)}\frac{\Gamma(\lambda+2m+\alpha+1)}{R^{\lambda+2m+\alpha+1}}\left(\sec\frac{\theta}{2}\right)^{\lambda+2m+\alpha+2}\operatorname{mod}\left(\frac{1-s}{\Gamma(s)}\right), \quad (\lambda \text{ pair})$$

$$\operatorname{mod} R_{\lambda+2m-1}<\frac{B_{\lambda+2m}}{1.2.3...(\lambda+2m+1)}\frac{\Gamma(\lambda+2m+\alpha)}{R^{\lambda+2m+\alpha}}\left(\sec\frac{\theta}{2}\right)^{\lambda+2m+\alpha+1}\operatorname{mod}\left(\frac{1-s}{\Gamma(s)}\right). \quad (\lambda \text{ impair})$$

Si le point w n'est point situé sur la partie négative de l'axe des abscisses, nous trouvons pour $\zeta(s, w)$ une expression analogue à celle que Stieljes (*) a donnée pour $\log\Gamma(x)$. Notre analyse prouve encore que, contrairement à l'affirmation de ce géomètre, l'intégrale de Binet conduit, moyennant une légère modification, au développement asymptotique du logarithme de la fonction eulérienne de première espèce, même quand la partie réelle de l'argument est négative.

(*) Stieltjes, *Sur le développement de* $\log\Gamma(a)$. (Journal de mathématiques pures et appliquées, 5e année, 1889.)

Digitized by Google

La relation (18) permettra de calculer assez rapidement la valeur de la fonction $\zeta(s)$ pour un argument quelconque en observant que l'on a identiquement, b étant entier,

$$\zeta(s) = \frac{1}{1^s} + \frac{1}{2^s} + \cdots + \frac{1}{(b-1)^s} + \zeta(s, b).$$

Si s est réel, on obtiendra la valeur de $\zeta(s, b)$ par les relations

$$(18^{bis}) \quad \begin{cases} (1-s)\zeta(s,b) = -\dfrac{1}{b^{s-1}} + \dfrac{1-s}{2b^s} - \sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda+2m-1} (-1)^{\frac{\mu-1}{2}} \binom{1-s}{\mu+1} \dfrac{B_\mu}{b^{s+\mu}} \\ \qquad + (-1)^{\frac{\lambda}{2}+m} \theta \binom{1-s}{\lambda+2m+2} \dfrac{B_{2m+\lambda+1}}{b^{\lambda+2m+s+1}}, \qquad (\lambda \text{ pair}) \\ (1-s)\zeta(s,b) = -\dfrac{1}{b^{s-1}} + \dfrac{1-s}{2b^s} - \sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda+2m-1} (-1)^{\frac{\mu-1}{2}} \binom{1-s}{\mu+1} \dfrac{B_\mu}{b^{s+\mu}} \\ \qquad + (-1)^{\frac{\lambda-1}{2}+m} \theta \binom{1-s}{\lambda+2m+1} \dfrac{B_{2m+\lambda}}{b^{\lambda+2m+s}}, \qquad (\lambda \text{ impair}) \end{cases}$$

θ étant une quantité comprise entre 0 et 1.

Pour $s = \frac{1}{2}$, on prendra $\lambda = 0$ et l'on aura

$$(19) \quad \begin{cases} \dfrac{\sqrt{b}}{2}\zeta\left(\frac{1}{2}, b\right) = -b + \frac{1}{4} - \frac{1}{2.4}\frac{B_1}{b} + \frac{1.3.5}{2.4.6.8}\frac{B_2}{b^2} - \frac{1.3.5.7.9}{2.4.6.8.10.12}\cdot\frac{B_3}{b^3} + \cdots \\ \qquad + (-1)^{\mu+1}\theta \cdot \dfrac{1.3\ldots(4\mu+1)}{2.4.6\ldots(4\mu+4)} \dfrac{B_{2\mu+1}}{b^{2\mu+1}}. \end{cases}$$

Cette série (19) sera divergente comme celle de Stirling. Le rapport de deux termes consécutifs aura pour expression

$$\frac{U_\mu}{U_{\mu-1}} = \frac{(4\mu-1)(4\mu+1)}{(4\mu+2)(4\mu+4)} \frac{1}{b^2} \frac{B_{2\mu+1}}{B_{2\mu-1}}.$$

Or,

$$\frac{B_{2\mu+1}}{B_{2\mu-1}} < \frac{(2\mu+1)(2\mu+2)}{4\pi^2};$$

par suite

$$\frac{U_\mu}{U_{\mu-1}} < \frac{(4\mu-1)(4\mu+1)}{4^2\pi^2 b^2},$$

Digitized by Google

ou

$$\frac{U_\mu}{U_{\mu-1}} < \frac{\mu^2}{b^2\pi^2}.$$

Les termes alternativement positifs et négatifs iront en décroissant tant que μ sera inférieur à $b\pi$. On obtiendra donc la plus grande approximation en s'arrêtant au terme dont l'indice μ sera le plus grand entier contenu dans $b\pi$.

5. DÉVELOPPEMENT DE $\zeta(s, w)$ EN SÉRIE CONVERGENTE. — Pour trouver un développement de $\zeta(s, w)$ uniformément convergent, nous reprendrons la relation fondamentale qui nous a servi à établir l'équation (14) :

$$\Gamma(s)D_w^{\lambda+1}\zeta(s,w) = (-1)^{\lambda+1}\left[\frac{\Gamma(s+\lambda)}{w^{s+\lambda}} + \frac{1}{2}\frac{\Gamma(s+\lambda+1)}{w^{s+\lambda+1}} + \sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3\ldots(\mu+1)}\frac{\Gamma(s+\lambda+\mu+1)}{w^{s+\lambda+\mu+1}}\right]$$
$$+ (-1)^{\lambda+1}\int_0^\infty e^{-wx}\left(\frac{1}{1-e^{-x}} - \frac{1}{x} - \frac{1}{2} - \sum_{\mu=1}^{\mu=\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3\ldots(\mu+1)}x^\mu\right)x^{\lambda+s}dx.$$

Nous avons, identiquement,

$$\frac{1}{1-e^{-x}} = 1 + e^{-x} + e^{-2x} + e^{-3x} + \cdots + e^{-(n-1)x} + \frac{e^{-nx}}{1-e^{-x}};$$

si nous désignons par $\mathfrak{J}$ l'intégrale de l'égalité précédente, il viendra

$$\mathfrak{J} = (-1)^{\lambda+1}\sum_{\mu=0}^{\mu=n-1}\int_0^\infty e^{-(w+\mu)x}\left[1 - \left(\frac{1}{x} + \frac{1}{2} + \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3\ldots(\mu+1)}x^\mu\right)(1-e^{-x})\right]x^{\lambda+s}dx$$
$$+ (-1)^{\lambda+1}\int_0^\infty e^{-(w+n)x}\Phi(x)\,x^{\lambda+s}dx,$$

ou, en effectuant les intégrations,

$$\mathfrak{J} = (-1)^{\lambda+1}\sum_{\mu=0}^{\mu=n-1}\frac{\Gamma(\lambda+s+1)}{(w+\mu)^{\lambda+s+1}} - \frac{\Gamma(\lambda+s+1)}{(w+\mu)^{\lambda+s}} + \frac{\Gamma(\lambda+s)}{(w+\mu+1)^{\lambda+s}} - \frac{1}{2}\frac{\Gamma(\lambda+s+1)}{(w+\mu)^{\lambda+s+1}}$$
$$+ \frac{1}{2}\frac{\Gamma(\lambda+s+1)}{(w+\mu+1)^{\lambda+s+1}} + \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3\ldots(\mu+1)}\left(\frac{\Gamma(\lambda+s+\mu+1)}{(w+\mu+1)^{\lambda+s+\mu+1}} - \frac{\Gamma(\lambda+\sigma+\mu+1)}{(w+\mu)^{\lambda+s+\mu+1}}\right)$$
$$+ (-1)^{\lambda+1}\int_0^\infty e^{-(w+n)x}\Phi(x)x^{\lambda+s}dx.$$

Digitized by Google

Par l'intégration répétée $\lambda + 1$ fois, cette relation devient

$$(20)\quad \left\{\begin{aligned}(1-s)\zeta(s,w) = &-\varphi_{\lambda-1}(w,1-s) + \sum_{\mu=0}^{\mu=n-1}\left[\frac{1-s}{(w+\mu)^s} + \varphi_{\lambda-1}(w+\mu,1-s) - \varphi_{\lambda-1}(w+\mu+1,1-s)\right]\\ &+ \frac{(1-s)}{\Gamma(s)}\int_0^\infty e^{-(w+n)x}\Phi(x)x^{s-1}dx,\end{aligned}\right.$$

sans constante, puisque la fonction $\zeta(s, w)$ doit s'annuler pour les valeurs de s dont la partie réelle est positive et pour les valeurs de w croissant indéfiniment. Dans cette égalité, nous avons posé

$$(21)\qquad \varphi_{\lambda-1}(w,1-s) = w^{1-s} - \frac{1-s}{2}w^{-s} + \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\binom{1-s}{\mu+1}B_\mu w^{-s-\mu}.$$

Si $s = 1 - \lambda$,

$$\varphi_{\lambda-1}(w,\lambda) = w^\lambda - \frac{\lambda}{2}w^{\lambda-1} + \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\binom{\lambda}{\mu+1}B_\mu w^{\lambda-1-\mu} = S_\lambda(w),$$

$S_\lambda(w)$ représentant le polynôme de Bernouilli du degré λ.

Il nous faut montrer que cette série est uniformément convergente, et que le reste tend vers zéro quand n augmente au delà de toute limite, quelle que soit la valeur de w. A cet effet, nous calculerons l'ordre de décroissance des termes. Le terme U_μ aura pour expression

$$\int_0^\infty\left[e^{-(w+\mu)x} - e^{-(w+\mu+1)x}\right]\left[\frac{1}{1-e^{-x}} - \frac{1}{x} - \frac{1}{2} - \sum_1^{\lambda-1}(-1)^{\frac{\mu-1}{2}}\frac{B_\mu}{1.2.3\ldots(\mu+1)}x^\mu\right]x^{s-1}dx,$$

ou encore, si λ est pair,

$$U_\mu = (-1)^{\frac{\lambda}{2}}2\int_0^\infty\sum_{m=1}^{m=\infty}\frac{e^{-(w+\mu)x}(1-e^{-x})x^{\lambda+s}dx}{(2m\pi)^\lambda(x^2+4m^2\pi^2)}.$$

μ étant un nombre entier croissant sans cesse, nous pouvons toujours supposer qu'à partir d'un certain rang la partie réelle de $w + \mu$ est supérieure à l'unité. L'axe des x pourra être choisi pour le chemin d'intégration et l'on aura

$$\operatorname{mod} U_\mu < \frac{B_{\lambda+1}}{1.2\ldots(\lambda+2)}\left[\frac{\Gamma(\lambda+\alpha+1)}{[R(w+\mu)]^{\lambda+\alpha+1}} - \frac{\Gamma(\lambda+\alpha+1)}{[R(w+\mu+1)]^{\lambda+\alpha+1}}\right],$$

Digitized by Google

α et $R(w+\mu)$ désignant la partie réelle des affixes s et $w+\mu$, celle-ci étant supposée supérieure à l'unité. S'il en est ainsi,

$$\text{mod } U_\mu < \frac{B_{\lambda+1}\Gamma(\lambda+\alpha+1)}{1.2.3..(\lambda+2)} \frac{\lambda+\alpha+1}{[R(w+\mu)]^{\lambda+\alpha+2}}, \quad (\lambda \text{ pair})$$

et, si λ est impair,

$$\text{mod } U_\mu < \frac{B_\lambda \Gamma(\lambda+\alpha)}{1.2...(\lambda+1)} \frac{\lambda+\alpha}{[R(w+\mu)]^{\lambda+\alpha+1}}. \quad (\lambda \text{ impair})$$

Quelle que soit la parité de λ, les modules des termes de la série seront inférieurs aux termes positifs d'une série convergente, et la suite des termes de l'égalité (20) sera une série uniformément et absolument convergente; elle aura pour valeur celle de $\zeta(s,w)$, si le reste R tend uniformément vers zéro, quel que soit w. Le module du reste sera inférieur à

$$\frac{B_{\lambda+1}}{1.2...(\lambda+2)} \text{mod} \frac{(1-s)}{\Gamma(s)} \frac{\Gamma(\lambda+\alpha+1)}{[R(w+n)]^{\lambda+\alpha+1}},$$

si λ est pair, ou à

$$\frac{B_\lambda}{1.2.3...(\lambda+1)} \text{mod} \frac{(1-s)}{\Gamma(s)} \frac{\Gamma(\lambda+\alpha)}{[R(w+n)]^{\lambda+\alpha}},$$

si λ est impair. Dans les deux cas, le reste tendra indéfiniment vers zéro, quelle que soit la valeur de w. En conséquence, nous aurons en série uniformément convergente

$$(22)\quad (1-s)\zeta(s,w) = -\varphi_{\lambda-1}(w,1-s) + \sum_{\mu=0}^{\mu=\infty}\left(\frac{1-s}{(w+\mu)^s} + \varphi_{\lambda-1}(w+\mu,1-s) - \varphi_{\lambda-1}(w+\mu+1,1-s)\right),$$

λ étant un nombre entier satisfaisant aux conditions

$$R(\lambda+s-1)<0, \qquad R(\lambda+s)>0.$$

Changeons s en $1-s$ et ensuite s en $-s$, la formule (22) devient

$$(23)\quad s\zeta(1+s,w) = \varphi_{\lambda-1}(w,-s) + \sum_{\mu=0}^{\mu=\infty}\left[\frac{s}{(w+\mu)^{s+1}} - \varphi_{\lambda-1}(w+\mu,-s) + \varphi_{\lambda-1}(w+\mu+1,-s)\right],$$

Digitized by Google

λ satisfaisant aux inégalités

$$R(\lambda + s) < 0, \qquad R(\lambda + 1 + s) > 0.$$

Nous retrouvons ainsi la formule de M. Mellin (*). Ce géomètre pense que cette relation ne subsiste que pour les valeurs de s dont la partie réelle est supérieure à $-2k-2$; nous venons de montrer qu'il est permis de supposer $R(s)$ supérieur à $-2k-3$ (**).

La formule (20) a été établie dans l'hypothèse que le point w n'est pas situé sur la partie négative de l'axe des abscisses. Si nous choisissons n de manière que la partie réelle de $w+n$ soit positive, la partie de l'axe des abscisses positives pourra être prise pour chemin d'intégration; le reste représentera une fonction uniforme de w dans la région du plan située à droite de la parallèle à l'axe des y menée à la distance $-n$ de l'origine. D'autre part, la différence entre $(1-s)\zeta(s, w)$ et la partie, sous forme explicite, du second membre de cette solution représente une fonction holomorphe de w dans la même région. Par conséquent, les relations (22) et (23) subsistent, quelle que soit la position du point w dans le plan.

CHAPITRE III.

Développement de la fonction $\Gamma(s)\zeta(s, w)$ suivant les puissances croissantes de $s+\lambda$.

6. Reprenons l'équation fondamentale :

$$\Gamma(s)\zeta(s, w) = \int_{\eta}^{\infty} \frac{e^{-wx}x^{s-1}}{1-e^{-x}} + \sum_{0}^{\lambda} (-1)^{\mu} \frac{S_{\mu}(w)}{1.2.3\ldots\mu} \frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1} + \sum_{\lambda+1}^{\infty} (-1)^{\mu} \frac{S_{\mu}(w)}{1.2.3\ldots\mu} \frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1}.$$

(*) MELLIN, *Ubi supra.*

(**) Si λ est de la forme $2k+2$, on satisfait aux inégalités

$$R(\lambda + s) < 0, \qquad R(\lambda + 1 + s) > 0,$$

par des valeurs de s vérifiant celles-ci :

$$R(s) < -2k-2, \qquad R(s) > -2k-3.$$

Digitized by Google

Le développement de $\Gamma(s)\,\zeta(s, w)$ suivant les puissances ascendantes de $s+k$ prendra des formes différentes, selon que k sera un nombre entier ou non. Nous le supposons d'ailleurs positif dans les deux cas.

Premier cas. — λ est un nombre entier.

Multiplions les deux membres de la relation précédente par $s+\lambda$, $(s+\lambda)\Gamma(s)$ sera une fonction holomorphe dans le voisinage du point $s=-\lambda$. Il viendra

$$(s+\lambda)\Gamma(s)\zeta(s,w) = (s+\lambda)\int_{\eta}^{\infty}\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} - \sum_{0}^{\lambda}(-1)^{\mu}\frac{S_{\mu}(w)}{1.2.3\ldots\mu}x^{\mu-1}\right)x^{s-1}dx$$
$$+ (s+\lambda)\sum_{\lambda+1}^{\infty}(-1)^{\mu}\frac{S_{\mu}(w)}{1.2\ldots\mu}\frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1}.$$

Le premier terme de la sommation contenue dans le second nombre sera $(-1)^{\lambda+1}\frac{S_{\lambda+1}(w)}{(\lambda+1)!}\eta^{s+\lambda}$ et il se développera comme il suit :

$$(-1)^{\lambda+1}\frac{S_{\lambda+1}(w)}{1.2.3\ldots(\lambda+1)}\left(1+(s+\lambda)\log\eta+\cdots+\frac{(s+\lambda)^{\mu}}{1.2\ldots\mu}\log^{\mu}\eta+\cdots\right).$$

Quant aux autres termes de cette sommation, ils s'annuleront pour $s+\lambda=0$. En conséquence,

$$\left[\frac{\partial^{\mu}\Gamma(s)\,\zeta(s,w)}{ds^{\mu}}\right]_{s+\lambda=0} = \mu\int_{0}^{\infty}\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} - \sum_{0}^{\lambda}(-1)^{\mu}\frac{S_{\mu}(w)}{1.2\ldots\mu}x^{\mu-1}\right)\frac{(\log x)^{\mu-1}}{x^{\lambda+1}}dx$$
$$+ (-1)^{\lambda+1}\frac{S_{\lambda+1}(w)}{1.2.3\ldots(\lambda+1)}\log^{\mu}\eta.$$

Mais

$$\mu\int_{\eta}^{\infty}\frac{e^{-x}(\log x)^{\mu-1}}{x}dx = -(\log\eta)^{\mu} + \int_{0}^{\infty}e^{-x}(\log x)^{\mu}dx + \cdots$$

plus une suite de termes qui s'évanouissent avec η.

Donc

$$\frac{\partial^{\mu}\Gamma(s)\zeta(s,w)}{ds^{\mu}} = \mu\int_{0}^{\infty}\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} - \sum_{0}^{\lambda}(-1)^{\mu}\frac{S_{\mu}(w)}{1.2\ldots\mu}x^{\mu-1} - (-1)^{\lambda+1}\frac{S_{\lambda+1}(w)}{1.2\ldots(\lambda+1)}x^{\lambda}e^{-x}\right)\frac{\log^{\mu-1}x}{x^{\lambda+1}}dx$$
$$+ (-1)^{\lambda+1}\frac{S_{\lambda+1}(w)}{1.2\ldots(\lambda+1)}\Gamma^{(\mu)}(1).$$

Digitized by Google

En conséquence,

$$(24)\quad \left\{ \begin{aligned} \Gamma(s)\,\zeta(s,w) &= (-1)^{\lambda+1}\frac{S_{\lambda+1}(w)}{1.2.3\ldots(\lambda+1)}\frac{1}{s+\lambda} \\ &+ \sum_{\mu=1}^{\mu=\infty}\frac{(s+\lambda)^{\mu-1}}{1.2\ldots(\mu-1)\,\mu}\left[(-1)^{\lambda+1}\frac{S_{\lambda+1}(w)}{1.2\ldots(\lambda+1)}\Gamma^{(\mu)}(1)+\log G_{\lambda,\mu}(w)\right], \end{aligned} \right.$$

où

$$\log G_{\lambda,\mu}(w) = \mu\int_0^\infty\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}}-\sum_0^\lambda(-1)^\mu\frac{S_\mu(w)}{1.2\ldots\mu}x^{\mu-1}-(-1)^{\lambda+1}\frac{S_{\lambda+1}(w)}{1.2.3\ldots(\lambda+1)}x^\lambda e^{-x}\right)\frac{\log^{\mu-1}x}{x^{\lambda+1}}\,dx.$$

Cas particulier : $\lambda = 0$. — **La relation précédente devient dans cette hypothèse**

$$(25)\quad \Gamma(s)\,\zeta(s,w) = -\frac{S_1(w)}{s}+\sum_{\mu=1}^{\mu=\infty}\frac{s^{\mu-1}}{1.2.3\ldots(\mu-1)\,\mu}\left(-S_1(w)\,\Gamma^{(\mu)}(1)+\log\frac{\Gamma_{\mu-1}(w)}{\sqrt{\pi_{\lambda-1}}}\right),$$

où

$$\log\Gamma_{\mu-1}(w) = \mu\int_0^\infty\left(\frac{e^{-wx}-e^{-x}}{1-e^{-x}}+(w-1)\,e^{-x}\right)\frac{\log^{\mu-1}x}{x}\,dx.$$

Le développement de $\Gamma(s)\,\zeta(s,w)$ donnera naissance à une classe de fonctions qu'on doit considérer comme une généralisation de la fonction gamma, les constantes $\pi_{\lambda-1}$ étant des quantités analogues à 2π. Nous nous proposons d'étudier prochainement les propriétés de cette classe de fonctions intéressantes. Nous avons déjà obtenu pour la fonction du deuxième ordre les relations suivantes :

$$(26)\quad \log\Gamma_1(w+1)-\log\Gamma_1(w) = -2\gamma\log w-\log^2 w,$$

γ étant la constante d'Euler;

$$(27)\quad \left\{ \begin{aligned} \sum_{\mu=0}^{\mu=n-1}\log\Gamma_1\left(w+\frac{\mu}{n}\right) &= 2\log n\log\Gamma(nw)+\log\Gamma_1(nw)+2\left(\gamma-\frac{1}{2}\log n\right)\left(nw-\frac{1}{2}\right)\log n \\ &- \log n\log 2\pi+\frac{n-1}{2}\log\pi_1, \end{aligned} \right.$$

Digitized by Google

π_1 étant une certaine constante;

$$(28)\qquad \int_w^{w+1} \log \Gamma_1(x)\,dx = 2(1-\gamma)(w\log w - w) - w\log^2 w + \frac{1}{2}\log \pi_1;$$

$$(29)\qquad \left\{ \begin{aligned} \log \Gamma_1(w) = {} & \frac{1}{2}\log \pi_1 + 2(1-\gamma)(w\log w - w) - \left(w - \frac{1}{2}\right)\log^2 w + \gamma \log w \\ & + 2\int_0^\infty e^{-wx}\left(\frac{1}{1-e^{-x}} - \frac{1}{x} - \frac{1}{2}\right)\frac{\log x}{x}\,dx; \end{aligned} \right.$$

$$(30)\qquad \log \Gamma_1(w) = \frac{1}{2}\log \pi_1 + \sum_1^\infty \frac{\log 2m\pi}{m}\cos 2m\pi w + \sum_1^\infty \frac{\log^2 2m\pi - \frac{\pi^2}{12} - \gamma^2}{m\pi}\sin 2m\pi w;$$

$$(31)\qquad \lim_{m=\infty} \prod_1^m \mu^{\log \mu} = \frac{m^{-2m}\, e^{2m + \left(m - \frac{1}{2}\right)\log^2 m - \frac{\gamma}{3}\log m}}{2\pi^\gamma \sqrt{\pi_1}};$$

etc.

7. DÉVELOPPEMENT DE $\Gamma(s)\,\zeta(s, w)$ SUIVANT LES PUISSANCES CROISSANTES DE $s + k$. — k n'étant pas un nombre entier et λ étant un entier satisfaisant aux conditions $R(\lambda - k) > 0$ et $R(\lambda - k - 1) < 0$, nous pourrons faire abstraction, dans le développement, des termes de la sommation contenue dans le second membre de l'égalité fondamentale, et nous aurons

$$D_s^\mu\, \Gamma(s)\,\zeta(s, w) = \int_0^\infty \left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} - \sum_0^\lambda (-1)^\mu \frac{S_\mu(w)}{1.2\ldots\mu} x^{\mu-1}\right)\frac{\log^\mu x}{x^{k+1}}.$$

Par suite,

$$(32)\qquad \Gamma(s)\,\zeta(s, w) = \sum_{\mu=0}^{\mu=\infty} \frac{(s+k)}{1.2.3\ldots\mu}\int_0^\infty \left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} - \sum_0^\lambda (-1)^\mu \frac{S_\mu(w)}{1.2.3\ldots\mu} x^{\mu-1}\right)\frac{\log^{\mu-1} x}{x^{k+1}}\,dx.$$

En particulier, si $k = -\frac{1}{2}$,

$$\Gamma(s)\,\zeta(s, w) = \sum_{\mu=0}^{\mu=\infty} \frac{\left(s-\frac{1}{2}\right)^\mu}{1.2\ldots\mu}\int_0^\infty \left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}} - \frac{1}{x}\right)\frac{\log^{\mu-1} x}{\sqrt{x}}\,dx,$$

Digitized by Google

ou, par le changement de s en $s+\frac{1}{2}$,

$$\Gamma\left(\frac{1}{2}+s\right)\zeta\left(\frac{1}{2}+s,w\right)=\sum_{\mu=1}^{\mu=\infty}\frac{s^{\mu}}{1.2\ldots\mu}\int_{0}^{\infty}\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}}-\frac{1}{x}\right)\frac{\log^{\mu-1}x}{\sqrt{x}}\,dx. \tag{33}$$

8. DÉVELOPPEMENT DE $\Gamma(s)\zeta(s,w)$ SUIVANT LES PUISSANCES ASCENDANTES DE $(s-1)$. — Considérons encore la relation fondamentale :

$$\Gamma(s)\zeta(s,w)=\int_{\eta}^{\infty}\frac{e^{-wx}x^{s-1}}{1-e^{-x}}dx+\sum_{\mu=0}^{\mu=\infty}(-1)^{\mu}\frac{S_{\mu}(w)}{1.2.3\ldots\mu}\frac{\eta^{s+\mu-1}}{s+\mu-1}.$$

Puisque nous supposons $s=1$, nous prendrons $\lambda=0$ et nous ne retiendrons que le seul terme $\frac{\eta^{s-1}}{s-1}$. En conséquence,

$$\Gamma(s)\zeta(s,w)=\frac{1}{s-1}+\sum_{\mu=1}^{\mu=\infty}\frac{(s-1)^{\mu-1}}{1.2.3\ldots(\mu-1)}\int_{\eta}^{\infty}\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}}\log^{\mu-1}x+\frac{(s-1)^{\mu-1}}{1.2\ldots\mu}\log^{\mu}\eta,$$

ou

$$\Gamma(s)\zeta(s,w)=\frac{1}{s-1}+\sum_{\mu=1}^{\mu=\infty}\frac{(s-1)^{\mu-1}}{1.2\ldots\mu}\left[\Gamma^{(\mu)}(1)+\mu\int_{0}^{\infty}\left(\frac{e^{-wx}}{1-e^{-x}}-\frac{e^{-x}}{x}\right)\frac{\log^{\mu-1}x}{x}\,dx\right],$$

c'est-à-dire

$$\Gamma(s)\zeta(s,w)=\frac{1}{s-1}+\sum_{\mu=1}^{\mu=\infty}\frac{(s-1)^{\mu-1}}{1.2.3\ldots(\mu-1)\mu}\left[\Gamma^{\mu}(1)-\frac{\Gamma'_{\mu-1}(w)}{\Gamma_{\mu-1}(w)}\right] \tag{34}$$

Si $w=1$,

$$\Gamma(s)\zeta(s)=\frac{1}{s-1}+\sum_{\mu=1}^{\mu=\infty}\frac{(s-1)^{\mu-1}}{1.2.3\ldots\mu}\left[\Gamma^{\mu}(1)-\frac{\Gamma'_{\mu-1}(1)}{\Gamma_{\mu-1}(1)}\right]. \tag{35}$$

Les constantes $\frac{\Gamma'_{\mu-1}(1)}{\Gamma_{\mu-1}(1)}$ sont analogues à celles d'Euler ou de Mascheroni.

On peut déduire un autre développement de la fonction $\zeta(s,w)$ au moyen de la relation

$$\zeta(s,w)=\lim_{m=\infty}\left[\sum_{0}^{m}\frac{1}{(w+n)^{s}}-\frac{(w+m)^{1-s}}{1-s}\right],$$

la partie réelle de s étant supposée positive. Cette équation peut être mise sous la forme :

$$\zeta(s,w)=\frac{1}{s-1}-\sum_{\mu=1}^{\mu=\infty}\frac{(s-1)^{\mu-1}}{1.2\ldots(\mu-1)}\psi_{\mu}(w), \tag{36}$$

Digitized by Google

où

$$\psi_\mu(w) = \lim_{n=\infty} \sum_{n=0}^{n=n} \left(\frac{\log^{\mu-1}(w+n)}{w+n} - \frac{1}{\mu} \log^\mu (w+m) \right).$$

Mais

$$\frac{1}{\Gamma(s)} = 1 + (s-1)A_1 + \frac{(s-1)^2}{1.2} A_2 + \cdots + \frac{(s-1)^\mu}{1.2.3\ldots\mu} A_\mu + \cdots;$$

donc

$$(37) \quad \zeta(s,w) = \left\{ \frac{1}{s-1} + \sum_1^\infty \frac{(s-1)^{\mu-1}}{1.2\ldots\mu} \left[\Gamma^{(\mu)}(1) - \frac{\Gamma'_{\mu-1}(w)}{\Gamma_{\mu-1}(w)} \right] \right\} \left\{ 1 + (s-1)A_1 + \cdots + \frac{(s-1)^\mu}{1.2.3\ldots\mu} A_\mu + \cdots \right\}.$$

En identifiant les mêmes puissances de $(s-1)$ dans les développements (36) et (37), on est conduit à la relation :

$$(38) \quad \lim_{n=\infty} \sum_{n=0}^{n=n} \left[\frac{\log^{\mu-1}(w+n)}{w+n} - \frac{1}{\mu} \log^\mu (w+m) \right] = \frac{(-1)^\mu}{\mu} \sum_{i=0}^{i=\mu} \binom{\mu}{i} \left(\Gamma^i(1) - \frac{\Gamma'_{i-1}(w)}{\Gamma_{i-1}(w)} \right) A_{\mu-i}.$$

Si $\mu = 1$,

$$\lim_{n=\infty} \sum_{n=0}^{n=n} \left[\frac{1}{w+n} - \log(w+m) \right] = \frac{\Gamma'(w)}{\Gamma(w)},$$

relation due à M. Lerch.

Nous terminerons ce travail par la relation qui permet d'exprimer la dérivée $\zeta^\mu(o,w)$ au moyen des fonctions $\Gamma_\mu(w)$. A cet effet, considérons l'équation (25) :

$$\Gamma(1+s)\zeta(s,w) = -S_1(w) + \sum_{\mu=1}^{\mu=\infty} \frac{s^\mu}{1.2\ldots\mu} \left(-S_1(w)\Gamma^{(\mu)}(1) + \log \frac{\Gamma_{\mu-1}(w)}{\sqrt{\pi_{\mu-1}}} \right).$$

Or

$$\frac{1}{\Gamma(1+s)} = 1 + B_1 s + \frac{B_2}{1.2} s^2 + \cdots + \frac{B_\mu}{1.2\ldots\mu} s^\mu + \ldots$$

Le coefficient de s^μ dans le développement de $\zeta(s,w)$ sera

$$\frac{1}{1.2\ldots\mu} \left[-S_1(w) B_\mu + \sum_{i=1}^{i=\mu} \binom{\mu}{i} B_{\mu-i} \left(-S_i(w)\Gamma^i(1) + \log \frac{\Gamma_{i-1}(w)}{\sqrt{\pi_{i-1}}} \right) \right].$$

Digitized by Google

Par suite,

$$\zeta^{\mu}(o, w) = -S_1(w) B_{\mu} + \sum_{i=1}^{i=\mu} \binom{\mu}{i} \left(-S_i(w) \Gamma^{i}(1) + \log \frac{\Gamma_{i-1}(w)}{\sqrt{\pi_{i-1}}} \right) B_{\mu-i}. \tag{39}$$

Pour $\mu = 1$,

$$\zeta'(o, w) = \log \frac{\Gamma(w)}{\sqrt{2\pi}},$$

formule de M. Lerch,
et, pour $\mu = 2$,

$$\zeta''(o, w) = 2\gamma \log \frac{\Gamma(w)}{\sqrt{2\pi}} + 2 \log \frac{\Gamma_1(w)}{\sqrt{\pi_1}}. \tag{40}$$

Si $w = 1$,

$$\zeta''(o) = -\log \pi_1 - \gamma \log 2\pi.$$

Liége, le 27 février 1906.

Digitized by Google

SUR

LA

FONCTION GAMMA DOUBLE

PAR

J. BEAUPAIN

INGÉNIEUR EN CHEF DES MINES

DOCTEUR EN SCIENCES PHYSIQUES ET MATHÉMATIQUES

(Présenté à la Classe des sciences, dans sa séance du 7 avril 1906.)

Digitized by Google

Digitized by Google

SUR

LA

FONCTION GAMMA DOUBLE

Dans sa séance du 6 août 1904, la Classe des sciences de l'Académie de Belgique a voté l'impression de notre premier travail sur la théorie de la fonction gamma double. Dans leur rapport sur notre deuxième mémoire sur le même sujet, MM. Mansion et Deruyts ont conclu à une refonte de ce mémoire par la suppression des deux premiers chapitres. D'autre part, la définition de cette transcendante, donnée par M. Barnes (*) et adoptée par nous, a soulevé, de la part de M. de la Vallée Poussin, des critiques fondées (**). Aussi, désireux de déférer à l'avis émis par MM. Mansion et Deruyts, nous avons remanié complètement ces deux mémoires, et nous avons l'honneur de présenter aujourd'hui à la Classe des sciences un nouveau travail pour la rédaction duquel nous avons tenu compte des critiques du savant professeur de l'Université de Louvain. Nous n'avons point cependant adopté la définition qu'il a proposée pour cette transcendante, parce qu'elle conduit, pour les fonctions modulaires, à une expression moins simple que la nôtre. Mais, comme lui, nous ne considérons que le rapport τ des périodes, afin d'éviter les discussions pénibles du géomètre anglais sur la valeur de certains facteurs

(*) E. W. Barnes, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* (The Theory of the Double Gamma Function, vol. CXCVI.)

(**) J. de la Vallée Poussin. (*Bulletins de l'Acad. roy. de Belgique*, août 1904.)

Digitized by Google

purement imaginaires. Nos résultats en acquerront une simplicité et une élégance que ne possèdent point ceux de M. Barnes. Dans un prochain travail, nous nous réservons de montrer qu'il existe pour la fonction gamma double un développement asymptotique analogue à celui de Stirling.

CHAPITRE PREMIER.

Définition de la fonction gamma double et des fonctions modulaires.

1. Nous désignons par ω_1 et par ω_2 deux quantités quelconques, réelles ou complexes, dont le rapport τ ne sera jamais réel et négatif. Elles seront dites les périodes de la fonction gamma double. Nous entendons ce mot dans un sens extensif de celui qu'on lui accorde généralement. Les arguments des périodes seront comptés de 0 à 2π, et la quantité τ représentera dans le plan un point dont l'argument sera toujours différent d'une demi-circonférence. Les déterminations des logarithmes et de leur rapport seront choisies de telle sorte que l'on ait

$$\log\omega_2 - \log\omega_1 - \log\tau = 0.$$

Avec M. Barnes, nous représenterons la fonction gamma double par la notation $\Gamma_2(z;\omega_1,\omega_2)$, et nous écrirons simplement $\Gamma_2(z)$, quand aucune ambiguïté ne sera à craindre. Cette fonction sera complètement déterminée par la relation

$$(1)\qquad D_z^3 \log\Gamma_2(z) = 2\sum_{q=0}^{q=\infty}\sum_{p=0}^{p=\infty}\frac{1}{(z+p\omega_1+q\omega_2)^3},$$

avec les conditions :

$$\lim\frac{\Gamma_2(z)}{z} = 1, \qquad \Gamma_2(\omega_1) = A, \qquad \Gamma_2(\omega_2) = B,$$

A et B étant des constantes arbitrairement choisies.

La somme est étendue à toutes les valeurs entières et positives de p et de q. La série à double entrée, qui est absolument convergente dans tout

Digitized by Google

le plan, définit une fonction holomorphe de z ayant pour zéros simples les points dont les affixes sont $-p\omega_1 - q\omega_2$. L'inverse de cette fonction sera celle qui a été considérée par M. Barnes dans le mémoire cité ci-dessus.

Si nous désignons par Ω les diverses valeurs de l'expression $p\omega_1 + q\omega_2$, quand on y met à la place de p et de q les différents entiers positifs, de zéro à l'infini, à l'exclusion de la combinaison $p = 0$ et $q = 0$, nous pourrons écrire l'équation (1) de la manière suivante :

$$D_z^3 \log \Gamma_2(z) = \frac{2}{z^3} + 2 \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \frac{1}{(z+\Omega)^3}.$$

Pour rappeler que cette combinaison doit être exclue, nous affectons de l'accent ($'$) les signes Σ et Π. Pour des valeurs suffisamment petites du module de la variable, il est permis de développer la série à double entrée suivant les puissances croissantes de la variable. Posons donc

$$D_z^3 \log \Gamma_2(z) = \frac{2}{z^3} + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \frac{1}{\Omega^3} - 2.3z \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \frac{1}{\Omega^4} + \cdots$$

Ce développement montre que les expressions

$$-\frac{1}{z^2} + D_z^2 \log \Gamma_2(z), \qquad \frac{1}{z} + D_z \log \Gamma_2(z)$$

sont régulières dans le domaine de l'origine et qu'elles tendent respectivement, pour des valeurs de la variable indéfiniment décroissantes, vers des constantes $\gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2)$ et $\gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2)$.

En conséquence, on aura successivement

$$(2) \quad D_z^2 \log \Gamma_2(z) = \gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) - \frac{1}{z^2} + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \left(\frac{1}{\Omega^2} - \frac{1}{(z+\Omega)^2} \right),$$

$$(3) \quad D_z \log \Gamma_2(z) = \gamma_{22}(\omega_1, \omega_2) + z\gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) + \frac{1}{z} + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \left[\frac{z}{\Omega^2} + \frac{1}{z+\Omega} - \frac{1}{\Omega} \right],$$

$$(4) \quad \log \Gamma_2(z) = z\gamma_{22}(\omega_1, \omega_2) + \frac{z^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) + \log z + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \left[\frac{z^2}{2\Omega^2} - \frac{z}{\Omega} + \log\left(1 + \frac{z}{\Omega}\right) \right],$$

sans nouvelle constante, puisque $\lim \left[\frac{\Gamma_2(z)}{z} \right]_{z=0} = 1$.

Digitized by Google

Repassant des logarithmes aux nombres, nous obtenons, sous forme d'un produit infini, l'expression de la fonction gamma double, savoir :

$$\Gamma_2(z) = e^{z\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)+\frac{z^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)}\, z \prod{}^{(\prime)} \left(1+\frac{z}{\Omega}\right) e^{-\frac{z}{\Omega}+\frac{z^2}{2\Omega^2}}. \tag{5}$$

Ce produit définit une fonction holomorphe dans tout le plan et dont les zéros sont les points homologues des périodes $-\omega_1$, et $-\omega_2$.

Avec M. Barnes, nous nommerons les constantes $\gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2)$ et $\gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2)$ les première et seconde fonctions modulaires de la fonction gamma double aux périodes ω_1 et ω_2. Ces fonctions modulaires dépendront des valeurs initiales de la fonction aux points ω_1 et ω_2, et leur plus ou moins grande simplicité résultera du choix de celles-ci. Une première expression de ces fonctions modulaires rappelle d'une manière frappante celle de la constante d'Euler. Pour la trouver, faisons $z = \omega_1$ dans la relation (5), et prenons les logarithmes des deux membres de cette égalité :

$$\log\Gamma_2(\omega_1) = \log\omega_1 + \omega_1\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2) + \frac{\omega_1^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2) + \sum_{q=0}^{q=\infty}\sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)}\left(\log\frac{(p+1)+q\tau}{p+q\tau} + \frac{\omega_1^2}{2\Omega^2} - \frac{\omega_1}{\Omega}\right).$$

Si l'on choisit, par exemple, pour le logarithme des expressions $p+1+q\tau$ et $p+p\tau$ la détermination qui est réelle quand τ est réel et positif, le logarithme de la fraction $\frac{p+1+q\tau}{p+q\tau}$ aura une valeur précise, et si l'on prend d'ailleurs les logarithmes des périodes ω_2 et ω_1 de manière à satisfaire à la condition $\log\omega_2 - \log\omega_1 - \log\tau = 0$, $\log\Gamma_2(\omega_1)$ aura une signification unique et bien déterminée. Considérons la double somme finie :

$$S_m = \sum_{q=0}^{q=m}\sum_{p=0}^{p=m}{}^{(\prime)}\left[\log\left(\frac{\frac{p+1}{\tau}+q}{\frac{p}{\tau}+q}\right) + \frac{\omega_1^2}{2\Omega^2} - \frac{\omega_1}{\Omega}\right].$$

Il est clair que

$$\sum_{q=0}^{q=m}\sum_{p=0}^{p=m}{}^{(\prime)}\log\left(\frac{\frac{p+1}{\tau}+q}{\frac{p}{\tau}+q}\right) = \sum_{q=1}^{q=m}\log\frac{\frac{m+1}{\tau}+q}{q} + \log\tau,$$

Digitized by Google

ou

$$\sum_{q=0}^{q=m}\sum_{p=0}^{p=n}{}^{(\prime)}\log\left(\frac{\frac{p+1}{\tau}+q}{\frac{p}{\tau}+q}\right)=\log\frac{\Gamma\left[\frac{(m+1)(1+\tau)}{\tau}\right]}{\Gamma\left(\frac{m+1}{\tau}\right)}+\log\tau-\log 1.2.3\ldots m.$$

Les quantités $\frac{(m+1)(1+\tau)}{\tau}$ et $\frac{m+1}{\tau}$ ne seront jamais réelles et négatives, et l'on aura, en vertu de la formule de Stirling généralisée (*),

$$\log\Gamma\left[\frac{(m+1)(1+\tau)}{\tau}\right]=\frac{1}{2}\log 2\pi+\frac{(m+1)(1+\tau)}{\tau}\left(\log\frac{(m+1)(1+\tau)}{\tau}-1\right)-\frac{1}{2}\log\frac{(m+1)(1+\tau)}{\tau}$$

$$\log\Gamma\left(\frac{m+1}{\tau}\right)=\frac{1}{2}\log 2\pi+\frac{m+1}{\tau}\left(\log\frac{m+1}{\tau}-1\right)-\frac{1}{2}\log\frac{m+1}{\tau};$$

d'où

$$\log\frac{\Gamma\left[\frac{(m+1)(1+\tau)}{\tau}\right]}{\Gamma\left(\frac{m+1}{\tau}\right)}=(m+1)\log(m+1)-(m+1)-\frac{1}{2}\log(1+\tau)$$
$$+(m+1)\frac{(1+\tau)\log(1+\tau)-\tau\log\tau}{\tau}.$$

Si l'on substitue au logarithme du produit $1.2.3\ldots m$ sa valeur approchée, on obtient

$$(6)\quad\left\{\begin{array}{l}\log\Gamma_2(\omega_1)=\log\omega_1-\frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau)+\log\tau+\omega_1\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)+\frac{\omega_1^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)\\ +\lim_{m=\infty}\sum_0^m\sum_0^m{}^{(\prime)}\left[\frac{\omega_1^2}{2\Omega^2}-\frac{\omega_1}{\Omega}+(m+1)\frac{(1+\tau)\log(1+\tau)-\tau\log\tau}{\tau}+\frac{1}{2}\log m\right].\end{array}\right.$$

Semblablement,

$$(7)\quad\left\{\begin{array}{l}\log\Gamma_2(\omega_2)=\log\omega_2-\frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau)-\frac{1}{2}\log\tau+\omega_2\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)+\frac{\omega_2^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)\\ +\lim_{m=\infty}\sum_0^m\sum_0^m{}^{(\prime)}\left[\frac{\omega_2^2}{2\Omega^2}-\frac{\omega_2}{\Omega}+(m+1)\left((1+\tau)\log(1+\tau)-\tau\log\tau\right)+\frac{1}{2}\log m\right].\end{array}\right.$$

(*) T.-I. STIELTJES, *Sur le développement de* $\log\Gamma(a)$. (JOURNAL DES MATHÉMATIQUES PURES ET APPLIQUÉES, t. V, année 1889.)

Digitized by Google

Pour obtenir, sous une forme simple, l'expression des fonctions modulaires et celle des constantes β et γ dont il sera parlé plus loin, nous poserons :

$$\log\Gamma_2(\omega_1) = \log\omega_1 - \frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau) + \log\tau,$$

$$\log\Gamma_2(\omega_2) = \log\omega_2 - \frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau) + \frac{1}{2}\log\tau,$$

ou encore, en vertu de la condition $\log\omega_2 - \log\omega_1 - \log\tau = 0$,

$$\log\Gamma_2(\omega_1) = \log\omega_2 - \frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau),$$

$$\log\Gamma_2(\omega_2) = \log\omega_1 - \frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau) + \frac{1}{2}\log\tau;$$

d'où

$$(8)\qquad \Gamma_2(\omega_1) = \frac{\omega_2}{\sqrt{2\pi(1+\tau)}}, \qquad \Gamma_2(\omega_2) = \omega_1\sqrt{\frac{\tau}{2\pi(1+\tau)}}.$$

Les relations (6) et (7) deviennent alors

$$0 = \omega_1\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2) + \frac{\omega_1^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2) + \sum_0^m\sum_0^{m\,(\prime)}\left[\frac{\omega_1^2}{2\Omega^2} - \frac{\omega_1}{\Omega} + \frac{1}{2}\log m + (m+1)\frac{(1+\tau)\log(1+\tau) - \tau\log\tau}{\tau}\right],$$

$$0 = \omega_2\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2) + \frac{\omega_2^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2) + \sum_0^m\sum_0^{m\,(\prime)}\left[\frac{\omega_2^2}{2\Omega^2} - \frac{\omega_2}{\Omega} + \frac{1}{2}\log m + (m+1)\Big((1+\tau)\log(1+\tau) - \tau\log\tau\Big)\right],$$

d'où l'on tire :

$$(9)\qquad \begin{cases} \gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2) = \lim\limits_{m=\infty}\sum\limits_0^m\sum\limits_0^{m\,(\prime)}\left(\dfrac{\log m}{\omega_1\omega_2} - \dfrac{1}{\Omega^2}\right), \\ \gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2) = \lim\limits_{m=\infty}\sum\limits_0^m\sum\limits_0^{m\,(\prime)}\left[\dfrac{1}{\Omega} - \dfrac{1+\tau}{2\omega_2}\log m - (m+1)\dfrac{(1+\tau)\log(1+\tau) - \tau\log\tau}{\omega_2}\right]. \end{cases}$$

$\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)$ et $\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)$ seront des fonctions homogènes et symétriques, respectivement des degrés -1 et -2, par rapport aux périodes.

La fonction $\Gamma_2(z)$ est ainsi complètement déterminée, et elle est, comme nous l'avons dit, holomorphe dans tout le plan, n'ayant pour zéros simples que les points homologues des périodes $-\omega_1$ et $-\omega_2$.

Digitized by Google

CHAPITRE II.

Addition d'une période.

2. Dans ce chapitre, nous proposons d'établir pour $\Gamma_2(z)$ un théorème analogue à celui que possède $\sigma(z)$, quand la variable augmente d'une période. L'intégration de l'équation (1), entre les limites z et $z+\omega_1$, donne immédiatement

$$D^2 \log \frac{\Gamma_2(z+\omega_1)}{\Gamma_2(z)} = D^2 \log \Gamma\left(\frac{z}{\omega_2}\right);$$

d'où

$$(10)\qquad \begin{cases} \Gamma_2(z+\omega_1) = e^{\beta_1 z+\gamma_1}\,\Gamma\left(\dfrac{z}{\omega_2}\right)\Gamma_2(z), \\ \Gamma_2(z+\omega_2) = e^{\beta_2 z+\gamma_2}\,\Gamma\left(\dfrac{z}{\omega_1}\right)\Gamma_2(z). \end{cases}$$

β_1, β_2, γ_1 et γ_2 sont des constantes d'intégration qu'il nous reste à déterminer. Les valeurs des constantes γ_1 et γ_2 s'obtiennent immédiatement en faisant $z=0$ dans les relations précédentes, qui deviennent ainsi

$$\Gamma_2(\omega_1) = \omega_2 e^{\gamma_1} = \frac{\omega_2}{\sqrt{2\pi(1+\tau)}},$$

$$\Gamma_2(\omega_2) = \omega_1 e^{\gamma_2} = \omega_1\sqrt{\frac{\tau}{2\pi(1+\tau)}}.$$

Par suite,

$$e^{\gamma_1} = \frac{1}{\sqrt{2\pi(1+\tau)}}, \qquad e^{\gamma_2} = \sqrt{\frac{\tau}{2\pi(1+\tau)}}.$$

3. VALEURS DES CONSTANTES β_1 ET β_2. — Nous déduirons les valeurs de ces constantes des mêmes relations en les différentiant et en y faisant ensuite $z=0$. On a

$$(11)\qquad \begin{cases} \dfrac{\Gamma_2'(\omega_1)}{\Gamma_2(\omega_1)} = \beta_1 - \dfrac{\gamma}{\omega_2} + \gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_1), \\ \dfrac{\Gamma_2'(\omega_1)}{\Gamma_2(\omega_2)} = \beta_2 - \dfrac{\gamma}{\omega_1} + \gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2), \end{cases}$$

γ étant la constante d'Euler.

Digitized by Google

Pour $z = \omega_1$, la relation (3) devient

$$\frac{\Gamma_2'(\omega_1)}{\Gamma_2(\omega_1)} = \frac{1}{\omega_1} + \gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2) + \omega_1 \gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}' \left[\frac{1}{\omega_1 + \Omega} - \frac{1}{\Omega} + \frac{\omega_1}{\Omega^2} \right].$$

Mais

$$\sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}' \left(\frac{1}{\omega_1 + \Omega} - \frac{1}{\Omega} \right) = \sum_{q=0}^{q=\infty} \frac{1}{(m+1)\omega_1 + q\omega_2} - \frac{1}{\omega_1} - \sum_{q=1}^{q=m} \frac{1}{q\omega_2},$$

ou

$$\sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}' \left(\frac{1}{\omega_1 + \Omega} - \frac{1}{\Omega} \right) = -\frac{1}{\omega_1} - \frac{1}{\omega_2} \sum_{q=1}^{q=m} \frac{1}{q} + \frac{\log(1+\tau)}{\omega_2},$$

si l'on néglige les termes dont l'ordre de grandeur est égal ou inférieur à $\frac{1}{m}$. Par suite,

$$\frac{\Gamma_2'(\omega_1)}{\Gamma_2(\omega_1)} = -\frac{\gamma}{\omega_2} + \gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2) + \omega_1 \gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) + \frac{\log(1+\tau)}{\omega_2} + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}' \left(\frac{\omega_1}{\Omega^2} - \frac{\log m}{\omega_2} \right),$$

c'est-à-dire

$$\frac{\Gamma_2'(\omega_1)}{\Gamma_2(\omega_1)} = -\frac{\gamma}{\omega_2} + \frac{1}{\omega_2} \log(1+\tau) + \gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2).$$

Finalement,

$$\beta_1 = \frac{1}{\omega_2} \log(1+\tau),$$

et, de même,

$$\beta_2 = \frac{1}{\omega_1} \log \frac{1+\tau}{\tau}.$$

Des équations (11), on tire aisément

$$\omega_2 \frac{\Gamma_2'(\omega_1)}{\Gamma_2(\omega_1)} - \omega_1 \frac{\Gamma_2'(\omega_2)}{\Gamma_2(\omega_2)} = \log \tau, \tag{12}$$

relation analogue à celle de Weierstrass pour la fonction $\zeta(u)$.

Digitized by Google

4. Si nous substituons les valeurs des constantes β et γ dans les équations (10), nous obtenons les relations cherchées :

$$(13)\qquad \begin{cases} \Gamma_2(z+\omega_1) = \dfrac{e^{\frac{z}{\omega_2}\log(1+\tau)}}{\sqrt{2\pi(1+\tau)}}\,\Gamma\left(\dfrac{z}{\omega_2}\right)\Gamma_2(z), \\ \Gamma_2(z+\omega_2) = e^{\frac{z}{\omega_1}\log\frac{1+\tau}{\tau}}\sqrt{\dfrac{\tau}{2\pi(1+\tau)}}\,\Gamma\left(\dfrac{z}{\omega_1}\right)\Gamma_2(z). \end{cases}$$

CHAPITRE III.

Expression de la fonction $\sigma(z)$ par un produit de fonctions gamma double.

5. La fonction gamma jouit de la propriété bien connue

$$(14)\qquad \Gamma\left(\frac{z}{\omega}\right)\Gamma\left(-\frac{z}{\omega}\right) = -\frac{\pi}{\omega}\,\frac{1}{z\sin\pi\dfrac{z}{\omega}}.$$

En vertu de l'analogie des deux fonctions, il est permis de se demander s'il n'existe pas pour cette transcendante gamma double un théorème analogue au précédent, et l'on pressent que la fonction sigma remplacera la fonction sinus.

On a identiquement

$$\sum D_z^3 \log\Gamma_2(z, \pm\omega_1, \pm\omega_2) = -\frac{2}{z^3} - p'(z) - D_z^3\log\Gamma\left(\pm\frac{z}{\omega_1}\right)\Gamma\left(\pm\frac{z}{\omega_2}\right).$$

Le rapport τ des périodes est supposé imaginaire, et $p(z)$ désigne la dérivée logarithmique de $\sigma(z)$ prise en signe contraire.

En ayant égard à la relation (14), on obtient par une triple intégration

$$\prod\Gamma_2(z, \pm\omega_1, \pm\omega_2) = C\,z\,\sigma(z)\sin\pi\frac{z}{\omega_1}\sin\pi\frac{z}{\omega_2}\,e^{az^2+bz},$$

C, a et b étant des constantes.

Digitized by Google

Changeons z en $z+\omega_1$; comparant la nouvelle égalité à la précédente,

$$\prod \frac{\Gamma_2(z+\omega_1, \pm\omega_1, \pm\omega_2)}{\Gamma_2(z, \pm\omega_1, \pm\omega_2)} = -\frac{z+\omega_1}{z}\frac{\sigma(z+\omega_1)}{\sigma(z)}\frac{\sin\pi\dfrac{z+\omega_1}{\omega_2}}{\sin\pi\dfrac{z}{\omega_2}}e^{a(2\omega_1 z+\omega_1^2)+b\omega_1}.$$

Si l'on élimine les fonctions gamma double, les fonctions gamma au moyen des relations (13) et (14), et la fonction sigma à l'aide de l'équation

$$\frac{\sigma(z+\omega_1)}{\sigma(z)} = -e^{\eta_1\left(z+\frac{\omega_1}{2}\right)},$$

on trouve

$$e^{\frac{2z+\omega_1}{\omega_2}\log\frac{1+\tau}{1-\tau}} = e^{\eta_1\left(z+\frac{\omega_1}{2}\right)+a(2\omega_1 z+\omega_1^2)+b\omega_1}.$$

On doit donc avoir identiquement

$$\frac{2}{\omega_2}\log\frac{1+\tau}{1-\tau} = \eta_1 + 2a\omega_1,$$

$$\frac{\omega_1}{\omega_2}\log\frac{1+\tau}{1-\tau} = \eta_1\frac{\omega_1}{2} + a\omega_1^2 + b\omega_1;$$

d'où

$$a = \frac{1}{\omega_1\omega_2}\log\frac{1+\tau}{1-\tau} - \frac{\eta_1}{2\omega_1},$$

$$b = 0.$$

Quant à la constante C, elle est égale à $\frac{\omega_1\omega_2}{\pi^2}$. Finalement, on a la relation

$$(15)\qquad \prod \Gamma_2(z, \pm\omega_1, \pm\omega_2) = \frac{\omega_1\omega_2}{\pi^2}\, z\,\sigma(z)\sin\pi\frac{z}{\omega_1}\sin\pi\frac{z}{\omega_2}e^{\left(-\eta_1\omega_2+2\log\frac{1+\tau}{1-\tau}\right)\frac{z^2}{2\omega_1\omega_2}}.$$

Remarque. — On a

$$\eta_1\omega_2 + 2a\omega_1\omega_2 = 2\log\frac{1+\tau}{1-\tau};$$

de même,

$$\eta_2\omega_1 + 2a\omega_1\omega_2 = 2\log\frac{1+\tau}{\tau} - 2\log\frac{1-\tau}{-\tau};$$

Digitized by Google

par suite,

$$\eta_1\omega_2 - \eta_2\omega_1 = \pm 2\pi i, \tag{16}$$

si nous supposons que l'argument de τ est compris entre $+\pi$ et $-\pi$, exclusivement. On prendra le signe $+$ ou le signe $-$, selon que la partie imaginaire du rapport τ est positive ou négative, et l'on obtient ainsi la relation de Weierstrass.

CHAPITRE IV.

Théorie de la multiplication.

6. Pour trouver un théorème de multiplication analogue à celui de Gauss ou de Legendre pour la fonction gamma, nous nous servirons de la méthode que nous avons exposée dans la théorie des fonctions de Kinkelin d'ordre supérieur. A cet effet, reprenons la relation de définition, changeons-y z en $z + \frac{r\omega_1 + s\omega_2}{m}$, r, s et m étant entiers, et considérons la double somme :

$$\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1} D_z^3 \log\Gamma_2\left(z + \frac{r\omega_1 + s\omega_2}{m}\right) = 2\sum_{q=0}^{q=\infty}\sum_{p=0}^{p=\infty}\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1} \frac{m^3}{[mz + (r+mp)\omega_1 + (s+mq)\omega_2]^3}.$$

Les expressions $r + mp$ et $s + mq$ donnent :

pour $r = 0$ et $s = 0$, tous les multiples de m,
pour r et $s = 1$, ces multiples augmentés de 1,
pour r et $s = 2$, ces multiples augmentés de 2,

et ainsi de suite, finalement, pour r et $s = m - 1$, on obtiendra tous les multiples de m augmentés de $m - 1$. Il en résulte que $r + mp$ et $s + mq$ prennent toutes les valeurs entières et positives de 0 à $+\infty$ et une fois seulement. On peut donc écrire

$$\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1} D_z^3 \log\Gamma_2\left(z + \frac{r\omega_1 + s\omega_2}{m}\right) = m^3 D_z^3 \log\Gamma_2(mz).$$

Digitized by Google

Ensuite, par une triple intégration,

$$\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\log\Gamma_2\left(z+\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m}\right)=Az^2+Bz+C+\log\Gamma_2(mz),$$

A, B et C étant trois constantes.

Par le changement de z en $z+\omega_1$ et par soustraction, on a

$$\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\log\frac{\Gamma_2\left(z+\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m}+\omega_1\right)}{\Gamma_2\left(z+\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m}\right)}=A(2\omega_1 z+\omega_1^2)+B\omega_1+\log\frac{\Gamma_2(mz+m\omega_1)}{\Gamma_2(mz)}.$$

En vertu de la première des relations (13), on a successivement

$$\log\Gamma_2(z+\omega_1)=\frac{z}{\omega_2}\log(1+\tau)-\frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau)+\log\Gamma\left(\frac{z}{\omega_2}\right)+\log\Gamma_2(z),$$

$$\log\Gamma_2(z+2\omega_1)=\frac{z+\omega_1}{\omega_2}\log(1+\tau)-\frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau)+\log\Gamma\left(\frac{z+\omega_1}{\omega_2}\right)+\log\Gamma_2(z+\omega_1),$$

. . . . . .

. . . . . .

$$\log\Gamma_2(z+m\omega_1)=\frac{z+\overline{m-1}\,\omega_1}{\omega_2}\log(1+\tau)-\frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau)+\log\Gamma\left(\frac{z+\overline{m-1}\,\omega_1}{\omega_2}\right)+\log\Gamma_2(z+\overline{m-1}\,\omega_1);$$

d'où, par addition et par le changement de z en mz,

$$\log\Gamma_2(mz+m\omega_1)=\frac{m^2z\log(1+\tau)}{\omega_2}+\frac{m(m-1)}{2\omega_2}\log(1+\tau)-\frac{m-1}{2}\log 2\pi(1+\tau)$$
$$+\sum_{\mu=0}^{\mu=m-1}\log\Gamma\left(\frac{mz+\mu\omega_1}{\omega_2}\right)+\log\Gamma_2(mz).$$

Ensuite,

$$\sum_{s=1}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\log\frac{\Gamma_2\left(z+\omega_1+\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m}\right)}{\Gamma_2\left(z+\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m}\right)}=-\frac{m^2}{2}\log 2\pi(1+\tau)$$
$$+\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\left(\frac{z+\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m}}{\omega_2}\right)\log(1+\tau)+\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\log\Gamma\left(\frac{z+\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m}}{\omega_2}\right).$$

Digitized by Google

On doit donc avoir identiquement

$$\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m\omega_2}\log(1+\tau)-\frac{m^2}{2}\log 2\pi(1+\tau)+\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\log\Gamma\left(\frac{z+\dfrac{r\omega_1+s\omega_2}{m}}{\omega_2}\right)$$
$$=\frac{m(m-1)}{2}\frac{\omega_1}{\omega_2}\log(1+\tau)-\frac{m}{2}\log 2\pi(1+\tau)+\sum_{\mu=0}^{\mu=m-1}\log\Gamma\left(\frac{mz+\mu\omega_1}{\omega_2}\right)+A(2\omega_1 z+\omega_1^2)+B\omega_1.$$

D'autre part,

$$\sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\Gamma\left(\frac{z+\dfrac{r\omega_1}{m}}{\omega_2}+\frac{s}{m}\right)$$
$$=\sum_{r=0}^{r=m-1}\Gamma\left(\frac{mz+r\omega_1}{\omega_2}\right)-\left(\frac{m^2z}{\omega_2}+\frac{m(m-1)}{2}\frac{\omega_1}{\omega_2}\right)\log m+\frac{m}{2}\log m+\frac{m(m-1)}{2}\log 2\pi;$$

par la substitution de la valeur de cette double somme dans la relation précédente, on a

$$\frac{m(m-1)}{2}\frac{\omega_1+\omega_2}{\omega_2}\log(1+\tau)-\frac{m^2}{2}\log 2\pi(1+\tau)-\left(\frac{m^2z}{\omega_2}+\frac{m(m-1)}{2}\frac{\omega_1}{\omega_2}\right)\log m+\frac{m}{2}\log m+\frac{m(m-1)}{2}\log 2\pi$$
$$=\frac{m(m-1)}{2}\frac{\omega_1}{\omega_2}\log(1+\tau)-\frac{m}{2}\log 2\pi(1+\tau)+A(2\omega_1 z+\omega_1^2)+B\omega_1,$$

ou, après quelques réductions,

$$-\left(\frac{m^2z}{\omega_2}+\frac{m(m-1)}{2}\frac{\omega_1}{\omega_2}\right)\log m+\frac{m}{2}\log m=A(2\omega_1 z+\omega_1^2)+B\omega_1;$$

d'où

$$A=-\frac{m^2}{2\omega_1\omega_2}\log m,\qquad B=\frac{\omega_1+\omega_2}{2\omega_1\omega_2}m\log m.$$

En conséquence,

$$(17)\qquad \sum_{s=0}^{s=m-1}\sum_{r=0}^{r=m-1}\log\Gamma_2\left(z+\frac{r\omega_1+s\omega_2}{m}\right)=\log\Gamma_2(mz)-\frac{m^2z^2}{2\omega_1\omega_2}\log m+mz\frac{\omega_1+\omega_2}{2\omega_1\omega_2}\log m+C.$$

Maintenant, si l'on observe que

$$\log\frac{\Gamma_2(z)}{\Gamma_2(mz)}=\log\frac{\Gamma_2(z)}{z}-\log\frac{\Gamma_2(mz)}{mz}-\log m,$$

Digitized by Google

on a

$$C = -\log m + \sum_{s=0}^{s=m-1} \sum_{r=0}^{r=m-1}{}^{(\prime)} \log \Gamma_2\left(\frac{r\omega_1 + s\omega_2}{m}\right),$$

ou

$$C = -\log m + \psi(m),$$

si l'on fait

$$\psi(m) = \sum_{s=0}^{s=m-1} \sum_{r=0}^{r=m-1}{}^{(\prime)} \log \Gamma_2\left(\frac{r\omega_1 + s\omega_2}{m}\right) \tag{18}$$

Posons dans la relation (17)

$$z = \frac{v\omega_1 + \mu\omega_2}{mn},$$

m et n étant entiers. Il vient

$$\sum_{s=0}^{s=m-1} \sum_{r=0}^{r=m-1} \log \Gamma_2\left(\frac{(v + nr)\,\omega_1 + (\mu + ns)\,\omega_2}{mn}\right) = \log \Gamma_2\left(\frac{v\omega_1 + \mu\omega_2}{n}\right) - \frac{m^2}{2\omega_1\omega_2}\left(\frac{v\omega_1 + \mu\omega_2}{mn}\right)^2 \log m$$
$$+ m\,\frac{\omega_1 + \omega_2}{2\omega_1\omega_2} - \frac{v\omega_1 + \mu\omega_2}{mn} \log m - \log m + \psi(m).$$

Faisons

$$v = 0, 1, 2, \ldots \overline{n-1}, \qquad \mu = 0, 1, 2, \ldots \overline{n-1},$$

et associons ces valeurs, deux à deux et de toutes les manières possibles, en excluant la combinaison $v = 0$ et $\mu = 0$. Ajoutons ces résultats et $\psi(m)$ aux deux membres de l'équation finale. Il est visible que, dans le premier membre, les expressions $v + nr$, $v + ns$ donnent toutes les valeurs entières, comprises entre 1 et $mn - 1$, à l'exception cependant de tous les couples des multiples de n entre 1 et $mn - 1$. En d'autres termes, pour avoir $\psi(mn)$ dans le premier membre, nous devons l'augmenter de $\psi(m)$. Par suite,

$$\psi(mn) = \psi(n) - \frac{\log m}{2\omega_1\omega_2} \sum_{v=0}^{v=n-1} \sum_{\mu=0}^{\mu=n-1}{}^{(\prime)} \left(\frac{v\omega_1 + \mu\omega_2}{n}\right)^2 + \frac{\omega_1 + \omega_2}{2\omega_1\omega_2} \log m \sum_{v=0}^{v=n-1} \sum_{\mu=0}^{\mu=n-1}{}^{(\prime)} \left(\frac{v\omega_1 + \mu\omega_2}{n}\right)$$
$$+ (1 - n^2) \log m + n^2 \psi(m),$$

ou

$$\psi(mn) = \psi(n) + n^2\psi(m) + (1 - n^2) \log m - \frac{(n-1)(2n-1)}{12\omega_1\omega_2}(\omega_1^2 + \omega_2^2) \log m$$
$$- \left(\frac{n-1}{2}\right)^2 \log m + \frac{(\omega_1 + \omega_2)^2}{4\omega_1\omega_2} n(n-1) \log m;$$

Digitized by Google

et, ce qui est équivalent,

$$\psi(mn) = \psi(n) + n^2\psi(m) + (1 - n^2)\log m + \frac{\omega_1^2 + \omega_2^2}{12\omega_1\omega_2}(n^2 - 1)\log m + \frac{n^2 - 1}{4}\log m.$$

Échangeons m et n :

$$\psi(mn) = \psi(m) + m^2\psi(n) + (1 - m^2)\log n + \frac{\omega_1^2 + \omega_2^2}{12\omega_1\omega_2}\log m + \frac{m^2 - 1}{4}\log n.$$

Conséquemment,

$$\frac{\psi(n) - \log n + \frac{\omega_1^2 + \omega_2^2}{12\omega_1\omega_2}\log n + \frac{1}{4}\log n}{n^2 - 1} = \frac{\psi(m) - \log m + \frac{\omega_1^2 + \omega_2^2}{12\omega_1\omega_2}\log m + \frac{1}{4}\log m}{m^2 - 1}.$$

Chacun de ces rapports doit se réduire à une constante indépendante de m et de n. Donc,

$$C = -\log m + \psi(m) = -\frac{\omega_1^2 + 3\omega_1\omega_2 + \omega_2^2}{12\omega_1\omega_2}\log m + \frac{m^2 - 1}{2}\log \rho(\omega_1, \omega_2).$$

$\rho(\omega_1, \omega_2)$ étant une nouvelle constante dépendant uniquement des périodes ω_1 et ω_2.

Finalement,

$$(19)\quad \left\{ \sum_{s=0}^{s=m-1} \sum_{r=0}^{r=m-1} \log \Gamma_2\left(z + \frac{r\omega_1 + s\omega_2}{m}\right) = \log \Gamma_2(mz) - \frac{m^2 z^2}{2\omega_1\omega_2}\log m + \frac{\omega_1 + \omega_2}{2\omega_1\omega_2} mz \log m \right.$$
$$\left. - \frac{\omega_1^2 + 3\omega_1\omega_2 + \omega_2^2}{12\omega_1\omega_2}\log m + \frac{m^2 - 1}{2}\log \rho(\omega_1, \omega_2). \right.$$

En particulier, si $\omega_1 = \omega_2 = 1$, cette formule devient

$$(20)\quad \prod_{s=1}^{s=m-1} \prod_{r=1}^{r=m-1} \Gamma_2\left(z + \frac{r+s}{m}\right) = \Gamma_2(mz)\, m^{-\frac{m^2 z^2}{2} + mz - \frac{5}{12}\rho^{\frac{m^2-1}{2}}}.$$

D'ailleurs, en vertu des relations (13),

$$\Gamma_2(z+1) = \frac{e^{z\log z}}{2\sqrt{\pi}}\Gamma(z)\,\Gamma_2(z).$$

Digitized by Google

7. La fonction d'Alexeiewsky (*) ne diffère de $\Gamma_2(z)$ que par une exponentielle. Désignons par $\mathcal{G}(z)$ cette fonction et posons

$$\mathcal{G}(z) = e^{\alpha z^2+\beta z}\,\Gamma_2(z),$$

d'où

$$\frac{\mathcal{G}(z+1)}{\mathcal{G}(z)} = \frac{e^{\alpha(2z+1)+\beta+z\log 2}}{\sqrt{4\pi}}\,\Gamma(z).$$

La fonction $\mathcal{G}(z)$ doit se reproduire multipliée par $\Gamma(z)$, quand la variable z augmente d'une unité; par suite,

$$\alpha = -\frac{1}{2}\log 2 \qquad \text{et} \qquad \beta = \log 2 + \frac{1}{2}\log 2\pi.$$

Ainsi,

$$\mathcal{G}(z) = e^{-\frac{z^2}{2}\log 2 + z\left(\log 2 + \frac{1}{2}\log 2\pi\right)}\,\Gamma_2(z).$$

Nous verrons plus loin que, pour $\omega_1 = \omega_2 = 1$, les fonctions modulaires $\gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2)$ et $\gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2)$ se réduisent respectivement à $\gamma - \log 2 - \frac{1}{2}$, $\log 2 - \gamma - \frac{\pi^2}{6} - 1$, γ étant la constante d'Euler. L'expression de la fonction d'Alexeiewsky, sous forme d'un produit infini, sera donc

$$\mathcal{G}(z) = e^{z\left(\gamma-\log 2-\frac{1}{2}\right)+\frac{z^2}{2}\left(\log 2-\gamma-\frac{\pi^2}{6}-1\right)-\frac{z^2}{2}\log 2+z\left(\log 2+\frac{1}{2}\log 2\pi\right)}\, z \prod_{q=0}^{q=\infty}{}' \prod_{p=0}^{p=\infty} \left(1+\frac{z}{p+q}\right) e^{\frac{z^2}{2(p+q)^2}-\frac{z}{p+q}},$$

ou encore

$$\mathcal{G}(z) = (2\pi)^{\frac{z}{2}}\, e^{\left(\gamma-\frac{1}{2}\right)z-\left(\gamma+\frac{\pi^2}{6}+1\right)\frac{z^2}{2}}\, z \prod_{q=0}^{q=\infty}{}' \prod_{p=0}^{p=\infty} \left(1+\frac{z}{p+q}\right) e^{\frac{z^2}{2(p+q)^2}-\frac{z}{p+q}}. \tag{21}$$

Nous retrouvons la formule de M. Barnes (***).

(*) Alexeiewsky, *Communications de la Société mathématique* de Kharkow.

(**) J. Beaupain, *Sur les fonctions de Kinkelin d'ordre supérieur*. (Mém. in-4° de l'Acad. roy. de Belgique, t. LIX, 1902.)

(***) E. W. Barnes, *The Theory of the Gamma Function. The Quarterly Journal of Pure and Applied Mathematics*, n° 123, p. 274, 1899.

Digitized by Google

La formule de multiplication pour la fonction $\mathcal{G}(z)$ sera, d'après la relation (20),

$$(22)\qquad \prod_{s=0}^{s=m-1}\prod_{r=0}^{r=m-1}\mathcal{G}\left(z+\frac{r+s}{m}\right)=\mathcal{G}(mz)\,m^{-\frac{m^2z^2}{2}+mz-\frac{5}{12}}(2\pi)^{\frac{(mz-1)(m-1)}{2}\log 2\pi}\,2^{-\frac{m(m^2-1)(m-2)}{2}}(2\pi\rho)^{\frac{m^2-1}{2}},$$

ρ étant égal à $\rho(\omega_1, \omega_2)$ pour $\omega_1 = \omega_2 = 1$.

8. EXPRESSION DE LA CONSTANTE $\rho(\omega_1, \omega_2)$ PAR UNE INTÉGRALE DÉFINIE. — Pour trouver cette expression, reprenons la formule (19), que nous écrirons comme il suit :

$$\sum_{q=0}^{q=m-1}\sum_{p=0}^{p=m-1}\log\Gamma_2\left(z+\frac{p\omega_1+q\omega_2}{m}\right)\frac{\omega_1\omega_2}{m^2}=\omega_1\omega_2\left(\frac{\log\Gamma_2(mz)}{m^2z^2}-\frac{\log mz}{2\omega_1\omega_2}\right)+\frac{z^2}{2}\log z+\frac{\omega_1\omega_2}{2}\log\rho(\omega_1,\omega_2)+\cdots$$

en omettant les termes qui décroissent indéfiniment avec m.

Dans un prochain travail, nous établirons rigoureusement que l'expression entre crochets tend vers une constante, si m croît au delà de toute limite, à la condition cependant que le point z reste toujours en dehors de l'espace angulaire formé par les deux droites qui unissent l'origine aux points $-\omega_1$ et $-\omega_2$. A la limite, le premier membre se change en une intégrale définie; la partie du second membre entre parenthèses doit être alors indépendante de m et se réduire à une constante. Par suite,

$$\int_s^{s+\omega_1}\int_z^{z+\omega_2}\log\Gamma_2(x)\,dx\,dx=Az^2+\frac{z^2}{2}\log z+\frac{\omega_1\omega_2}{2}\log\rho(\omega_1,\omega_2);$$

d'où, par différentiation,

$$\int_z^{z+\omega_2}\log\frac{\Gamma_2(x+\omega_1)}{\Gamma_2(x)}\,dx=2Az+z\log z+\frac{z}{2},$$

c'est-à-dire,

$$\frac{2z+\omega_2}{2}\log(1+\tau)-\frac{\omega_2}{2}\log 2\pi(1+\tau)+\omega_2\int_{\frac{s}{\omega_2}}^{\frac{z}{\omega_2}+1}\log\Gamma(x)\,dx=2Az+z\log z+\frac{z}{2}.$$

Nous venons de dire que la variable z ne doit point pénétrer dans l'espace

Digitized by Google

défini ci-dessus; le chemin décrit par la variable, partant du point $\frac{z}{\omega_2}$ pour aboutir au point $\frac{z}{\omega_2}+1$, ne traversera jamais la partie négative de l'axe des abscisses, et le théorème de Raabe sera applicable.

Il viendra donc

$$z\log(1+\tau)+z\left(\log\frac{z}{\omega_2}-1\right)=2Az+z\log z+\frac{z}{2},$$

d'où

$$A=\left(\log(1+\tau)-\frac{3}{2}-\log\omega_2\right)\frac{1}{2}.$$

Ainsi,

$$(23)\qquad \int_z^{z+\omega_1}\int_z^{z+\omega_2}\log\Gamma_2(x)\,dxdx=\left(\log(1+\tau)-\log\omega_2-\frac{3}{2}\right)\frac{z^2}{2}+\frac{z^2}{2}\log z+\frac{\omega_1\omega_2}{2}\log\rho(\omega_1,\omega_2).$$

Semblablement,

$$\int_z^{z+\omega_1}\int_z^{z+\omega_2}\log\Gamma_2(x)\,dxdx=\left(\log(1+\tau)-\log\tau-\log\omega_1-\frac{3}{2}\right)\frac{z^2}{2}+\frac{z^2}{2}\log z+\frac{\omega_1\omega_2}{2}\log\rho(\omega_1,\omega_2).$$

Ces valeurs sont identiques, si l'on a eu soin de satisfaire, par un choix convenable des logarithmes, à la relation de condition

$$\log\omega_2-\log\omega_1-\log\tau=0.$$

En particulier, si $z=0$,

$$(24)\qquad \int_0^{\omega_1}\int_0^{\omega_2}\log\Gamma_2(x)\,dxdx=\frac{\omega_1\omega_2}{2}\log\rho(\omega_1,\omega_2).$$

9. La formule de multiplication conduit facilement à une autre expression de la constante $\rho(\omega_1,\omega_2)$. Faisons $z=\frac{\omega_1}{2}$ et $m=2$ dans la relation (19):

$$\log\Gamma_2\left(\frac{\omega_1}{2}\right)\Gamma_2\left(\frac{\omega_2}{2}\right)\Gamma_2\left(\frac{\omega_1+\omega_2}{2}\right)=-\frac{\tau^2-9\tau+1}{12\tau}\log 2+\frac{3}{2}\log\rho(\omega_1,\omega_2),$$

ou encore,

$$\rho(\omega_1,\omega_2)=2^{\frac{\tau^2-9\tau+1}{12\tau}}\left(\Gamma_2\left(\frac{\omega_1}{2}\right)\Gamma_2\left(\frac{\omega_2}{2}\right)\Gamma_2\left(\frac{\omega_1+\omega_2}{2}\right)\right)^{\frac{2}{3}}.$$

Digitized by Google

CHAPITRE V.

Expression des fonctions modulaires par des intégrales définies.

10. Les fonctions modulaires sont exprimables par des intégrales définies. A cet effet, faisons successivement dans la relation (5) $z = \omega_1$ et $z = \omega_2$, et prenons ensuite les logarithmes des deux membres,

$$\log \Gamma_2(\omega_1) = \omega_1 \gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2) + \frac{\omega_1^2}{2} \gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \left(\frac{\omega_1^2}{2\Omega^2} - \frac{\omega_1}{\Omega} + \log \frac{\omega_1 + \Omega}{\Omega} \right),$$

$$\log \Gamma_2(\omega_2) = \omega_2 \gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2) + \frac{\omega_2^2}{2} \gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \left(\frac{\omega_2^2}{2\Omega^2} - \frac{\omega_2}{\Omega} + \log \frac{\omega_2 + \Omega}{\Omega} \right),$$

ou

$$\log \Gamma_2(\omega_1) = \omega_1 \gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2) + \frac{\omega_1^2}{2} \gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \left(\frac{1}{2(p+q\tau)^2} - \frac{1}{p+q\tau} + \log \frac{p+1+q\tau}{p+q\tau} \right),$$

$$\log \Gamma_2(\omega_2) = \omega_2 \gamma_{2,2}(\omega_1, \omega_2) + \frac{\omega_2^2}{2} \gamma_{2,1}(\omega_1, \omega_2) + \sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \left(\frac{\tau^2}{2(p+q\tau)^2} - \frac{\tau}{p+q\tau} + \log \frac{p+(q+1)\tau}{p+q\tau} \right).$$

Il est toujours possible de choisir un rayon vecteur L, tel que la partie réelle de l'affixe de tous ses points et celle du produit de cette affixe par le rapport τ des périodes soient constamment positives. L'argument de ce rapport pouvant être supposé compris entre $+\pi$ et $-\pi$, exclusivement, ce rayon vecteur sera toujours situé dans le demi-plan à droite de l'axe des y, et si cet argument est compris entre $+\frac{\pi}{2}$ et $-\frac{\pi}{2}$, on pourra prendre, pour chemin d'intégration, la partie positive de l'axe des abscisses. Ceci posé, considérons les trois intégrales :

$$\sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \frac{1}{2} \frac{1}{(p+q\tau)^2} = \frac{1}{2} \int_{0(L)}^{\infty} \left(\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})} - 1 \right) x\,dx,$$

$$\sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \frac{1}{p+q\tau} = \int_{0(L)}^{\infty} \left(\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})} - 1 \right) dx,$$

$$\sum_{q=0}^{q=\infty} \sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)} \log \frac{p+1+q\tau}{p+q\tau} = \int_{0(L)}^{\infty} \left(\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})} - 1 \right) \frac{1-e^{-x}}{x} dx.$$

La ligne d'intégration (L) est un rayon vecteur satisfaisant aux conditions

Digitized by Google

énoncées ci-dessus. Chacune de ces intégrales prise individuellement est infinie, mais leur agrégat peut constituer une intégrale finie et déterminée, équivalente à la série double,

$$\sum_{q=0}^{q=\infty}\sum_{p=0}^{p=\infty}{}^{(\prime)}\left(\frac{1}{2(p+q\tau)^2}-\frac{1}{p+q\tau}+\log\frac{p+1+q\tau}{p+q\tau}\right),$$

laquelle est absolument convergente.

Donc

$$(25)\qquad \left\{\begin{array}{l}\log\Gamma_2(\omega_1)=\log\omega_1+\omega_1\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)+\dfrac{\omega_2^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)\\ +\displaystyle\int_{0(L)}^{\infty}\left(\frac{1}{2}x-1+\frac{1-e^{-x}}{x}\right)\left(\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}-1\right)dx.\end{array}\right.$$

De même,

$$(26)\qquad \left\{\begin{array}{l}\log\Gamma_2(\omega_2)=\log\omega_2+\omega_2\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)+\dfrac{\omega_2^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)\\ +\displaystyle\int_{0(L)}^{\infty}\left(\frac{\tau^2}{2}x-\tau+\frac{1-e^{-\tau x}}{x}\right)\left(\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}-1\right)dx.\end{array}\right.$$

Mais

$$\log\Gamma_2(\omega_1)=\log\omega_2-\frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau),$$

$$\log\Gamma_2(\omega_2)=\log\omega_1-\frac{1}{2}\log 2\pi(1+\tau)+\frac{1}{2}\log\tau,$$

$$-\frac{1}{2}\log 2\pi=\int_0^{\infty}\left(\frac{1}{1-e^{-x}}-\frac{1}{x}-1+\frac{1}{2}e^{-x}\right)\frac{dx}{x}=\int_{0(L)}^{\infty}\left(\frac{1}{1-e^{-\tau x}}-\frac{1}{\tau x}-1+\frac{1}{2}e^{-\tau x}\right)\frac{dx}{x},$$

$$\log\tau=\int_{0(L)}^{\infty}\frac{e^{-x}-e^{-\tau x}}{x}dx,$$

$$\log(1+\tau)=\int_{0(L)}^{\infty}\frac{e^{-x}(1-e^{-\tau x})}{x}dx.$$

Digitized by Google

En substituant ces diverses valeurs dans les relations (25) et (26), on obtient aisément :

$$\int_{0(L)}^{\infty}\left(\frac{1}{2}\frac{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}{x}-\frac{1}{2x}-\frac{1}{\tau x^2}\right)dx=\omega_1\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)+\frac{\omega_1^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)$$
$$+\int_{0(L)}^{\infty}\left(\frac{x}{2}-1\right)\left(\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}\right)dx,$$

$$\int_{0(L)}^{\infty}\left(\frac{1}{2}\frac{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}{x}-\frac{1}{2x}-\frac{1}{x^2}\right)dx=\omega_2\gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)+\frac{\omega_2^2}{2}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)$$
$$+\tau\int_{0(L)}^{\infty}\left(\frac{\tau x}{2}-1\right)\left(\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}-1\right)dx;$$

d'où l'on déduit, finalement,

$$(27)\quad\begin{cases}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)=\dfrac{1}{\omega_1\omega_2}\displaystyle\int_{0(L)}^{\infty}\left(\frac{1}{x}+\left(1-\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}\right)\tau x-\frac{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}{x}\right)dx,\\ \gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)=\dfrac{1}{\omega_1}\displaystyle\int_{0(L)}^{\infty}\left[\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}-1+\frac{1+\tau}{2\tau x}\left((1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})-1\right)-\frac{1}{\tau x^2}\right]dx.\end{cases}$$

Si la partie réelle de τ est positive, il sera permis de prendre, pour ligne d'intégration, la partie positive de l'axe des abscisses, et nous aurons simplement

$$\begin{cases}\gamma_{2,1}(\omega_1,\omega_2)=\dfrac{1}{\omega_1\omega_2}\displaystyle\int_{0}^{\infty}\left[\frac{1}{x}+\left(1-\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}\right)\tau x-\frac{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}{x}\right]dx,\\ \gamma_{2,2}(\omega_1,\omega_2)=\dfrac{1}{\omega_1}\displaystyle\int_{0}^{\infty}\left(\frac{1}{(1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})}-1+\frac{1+\tau}{2\tau x}\left((1-e^{-x})(1-e^{-\tau x})-1\right)-\frac{1}{\tau x^2}\right)dx.\end{cases}$$

Ainsi que nous l'avons annoncé, les fonctions modulaires sont des fonctions homogènes et symétriques, et des degrés — 1 et — 2, par rapport aux périodes.

11. Dégénérescence des fonctions modulaires. — Nous avons dit que, pour $\omega_1 = \omega_2$, la fonction gamma double dégénère en une fonction

Digitized by Google

d'Alexeiewsky. Dans cette hypothèse, les fonctions modulaires deviennent, respectivement,

$$\gamma_{2,1}(\omega,\omega)=\frac{1}{\omega^2}\int_0^{\infty}\left(\frac{1}{x}+x-\frac{x}{(1-e^{-x})^2}-\frac{(1-e^{-x})^2}{x}\right)dx, \tag{28}$$

$$\gamma_{2,2}(\omega,\omega)=\frac{1}{\omega}\int_0^{\infty}\left(\frac{1}{(1-e^{-x})^2}-1+\frac{1}{x}\left((1-e^{-x})^2-1\right)-\frac{1}{x^2}\right)dx. \tag{29}$$

12. VALEUR DE $\gamma_{2,1}(\omega,\omega)$. — L'intégrale (28) peut être mise sous la forme

$$\gamma_{2,1}(\omega,\omega)=\frac{1}{\omega^2}\int_0^{\infty}\left(-x\frac{e^{-x}}{1-e^{-x}}+x\frac{e^{-x}-e^{-2x}}{x}-x\frac{e^{-x}}{(1-e^{-x})^2}\right)dx.$$

Or,

$$-\frac{\gamma}{\omega^2}=\frac{1}{\omega^2}\int_0^{\infty}\left(\frac{1}{x}-\frac{1}{1-e^{-x}}\right)e^{-x}dx,$$

γ étant la constante d'Euler;
d'où, par soustraction,

$$\gamma_{2,1}(\omega,\omega)+\frac{\gamma}{\omega_2}=\frac{1}{\omega^2}\int_0^{\infty}\left(-x\frac{e^{-x}}{1-e^{-x}}+\frac{e^{-x}-e^{-2x}}{x}-x\frac{e^{-x}}{(1-e^{-x})^2}+\frac{e^{-x}}{1-e^{-x}}\right)dx.$$

Mais

$$\int_0^{\infty}\frac{xe^{-x}}{1-e^{-x}}dx=\frac{\pi^2}{6},$$

$$\int_0^{\infty}\frac{e^{-x}-e^{-2x}}{x}dx=\log 2,$$

$$\int_0^{\infty}\left(\frac{e^{-x}}{1-e^{-x}}-x\frac{e^{-x}}{(1-e^{-x})^2}\right)dx=\left(\frac{xe^{-x}}{1-e^{-x}}\right)_0^{\infty}=1;$$

en conséquence,

$$\gamma_{2,1}(\omega,\omega)=\frac{1}{\omega^2}\left(\log 2-1-\gamma-\frac{\pi^2}{6}\right).$$

13. VALEUR DE $\gamma_{2,2}(\omega,\omega)$. — On a

$$\gamma_{2,2}(\omega,\omega)=\frac{1}{\omega}\int_0^{\infty}\left[-\frac{1}{x^2}+\frac{e^{-2x}-2e^{-x}}{x}+\frac{2e^{-x}}{1-e^{-x}}+\frac{e^{-x}}{(1-e^{-x})^2}\right]dx.$$

Digitized by Google

D'autre part,

$$-\frac{\gamma}{\omega}=\frac{1}{\omega}\int_0^\infty\left(\frac{1}{x}-\frac{1}{1-e^{-x}}\right)e^{-x}dx;$$

d'où, par addition,

$$\gamma_{2,2}(\omega,\omega)-\frac{\gamma}{\omega}=\frac{1}{\omega}\int_0^\infty\left[-\frac{1}{x^2}-\frac{e^{-x}-e^{-2x}}{x}+\frac{e^{-x}}{(1-e^{-x})^2}\right]dx.$$

Mais

$$\int_0^\infty\left[-\frac{1}{x^2}+\frac{e^{-x}}{(1-e^{-x})^2}\right]dx=\left[\frac{1}{x}-\frac{1}{1-e^{-x}}\right]_0^\infty=-\frac{1}{2};$$

donc

$$\gamma_{2,2}(\omega,\omega)=\frac{1}{\omega}\left(\gamma-\log 2-\frac{1}{2}\right).$$

Liége, le 5 avril 1906.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

3 2044 093 291 565

Digitized by Google

Digitized by Google